This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

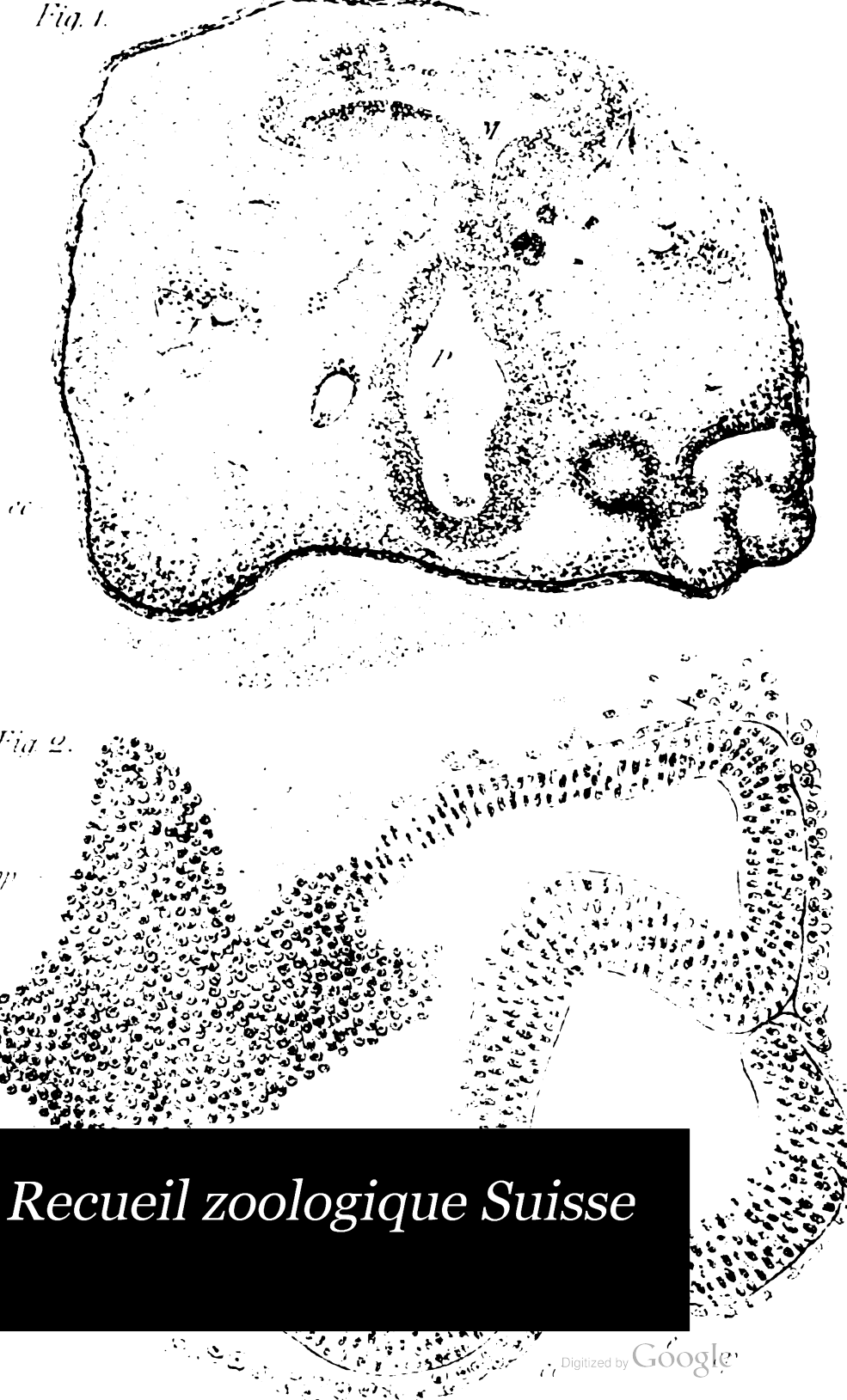
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`



Recueil zoologique Suisse

Digitized by Google

REC
6270

S-R

264.2

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

No. 0538.
Mar. 12 - Dec. 1884.

Digitized by Google

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY

HARVARD
UNIVERSITY

Digitized by Google

Digitized by Google

RECUEIL

ZOOLOGIQUE

SUISSE

Digitized by Google

IMPRIMERIE CHARLES SCHUCHARDT

Digitized by Google

RECUEIL
ZOOLOGIQUE
SUISSE

COMPRENANT

L'EMBRYOLOGIE, L'ANATOMIE ET L'HISTOLOGIE COMPARÉES,
LA PHYSIOLOGIE, L'ÉTHOLOGIE,
LA CLASSIFICATION DES ANIMAUX VIVANTS OU FOSSILES

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DU

Dr HERMANN FOL
Directeur du Laboratoire d'embryologie,
Professeur ordinaire à l'Université de Genève.

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. A. BROT, Ed. BUGNION, Victor FATIO, Max FLESCH, F.-A. FOREL,
P. GRUETZNER, Aloïs HUMBERT, Conrad KELLER, J. KOLLMANN,
P. de LORIOL, Godefroy LUNEL, H. de SAUSSURE,
Maurice SCHIFF et Th. STUDER

PREMIÈRE SÉRIE

TOME PREMIER

Avec 37 planches.

GENÈVE-BALE
H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR
1884

Digitized by Google

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY

HARVARD
UNIVERSITY

Digitized by Google

TABLE DES MATIÈRES

St. Warynski et Hermann Fol. Recherches expérimentales sur la cause de quelques monstruosités simples et de divers processus embryogéniques, avec les planches I, II et III..... 1

Hermann Fol. Sur la famille des Tintinnodea, avec les planches IV et V..... 27

Godefroy Lunel. Sur un cas de commensalisme d'un Caranx et d'une Crambessa, avec la planche VI..... 65

J. Kollmann. L'hivernage des larves de Grenouilles et de Tritons d'Europe, et la métamorphose de l'Axolotl du Mexique... 75

Hermann Fol. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers, avec les planches VII et VIII..... 91

Maurice Bedot. Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons, avec la planche IX..... 161

Henri Blanc. Contribution à l'histoire naturelle des Asellotes hétéropodes (observations faites sur la Tanais Oerstedii, Krœyer), avec les planches X, XI et XII..... 189

J. Kollmann. Intracellulare Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren, mit Tafel XIII..... 259

St. Warynski. Recherches expérimentales sur le mode de formation des omphalocéphales, avec les planches XIV et XV..... 291

C. Keller. Observations sur les limites que la nature impose à la multiplication du Kermès cocciné..... 303

Maurice Schiff. Note sur la sensibilité des cordons antérieurs de la moelle épinière chez les vertébrés inférieurs..... 313

Digitized by Google

Hermann Fol. Remarques supplémentaires à mon Mémoire sur l'origine de l'ovule chez les Tuniciers 317

Maurice Schiff. Remarques sur l'innervation des cœurs lymphatiques des Batraciens anoures..... 319

Hermann Fol. Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes, avec les planches XVI, XVII, XVIII, XIX et XX..... 357

C. Keller. Mittheilungen über Medusen, mit Tafel XXI..... 403

Armand Sabatier. Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers, avec les planches XXII et XXIII.. 423

Max Flesch. Sur un parasite de la paroi intestinale du cheval, avec la planche XXIV 459

Maurice Bedot. Recherches sur l'organe central et le système vasculaire des Vélelles, avec les planches XXV et XXVI 491

E. Béraneck. Recherches sur le développement des nerfs crâniens chez les Lézards, avec les planches XXVII, XXVIII, XXIX et XXX 519

P. de Loriol. Notes pour servir à l'étude des Échinodermes, avec les planches XXXI, XXXII, XXXIII, XXXIV et XXXV..... 605

Arthur Bolles Lee. Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires, avec la planche XXXVI 645

P. Grützner. Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskeln, mit Tafel XXXVII..... 665

Arthur Bolles Lee. Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or (observations critiques), avec la planche XXXVII..... 685

Digitized by Google

TABLE DES AUTEURS

PAR ORDRE ALPHABÉTIQUE

BEDOT, Maurice. Tritons, développement des nerfs 161
Id. Vélelles 491
BÉRANEK, E. Lézards, développement des nerfs 519
BLANC, Henri. Asellotes hétéropodes (Tanais) 189
FLESCH, Max. Parasite du cheval 459
FOL, Hermann. Tintinnodea 27
Id. Œuf des Tuniciers 91
Id. Œuf, remarques supplémentaires 317
Id. Embryon humain de 5mm,6 357
Id. (WARYNSKI et). Voy. Warynski.
GRÜTZNER, P. Quergestreifte Muskel 665
KELLER, Conrad. Kermès cocciné 303
Id. Medusen 403
KOLLMANN, J. Larves d'Amphibiens 75
Id. Intracellulare Verdauung 259
LEE, Arthur Bolles. Ovogénèse des Appendiculaires 645
Id. Organes chordotonaux 685
LORIOL, Perceval de. Échinodermes fossiles 605
LUNEL, Godefroy. Commensalisme 65
SABATIER, Armand. Follicule des Tuniciers 423
SCHIFF, Maurice. Moelle épinière 313
Id. Cœurs lymphatiques 319
WARYNSKI, Stanislas (et H. FOL). Monstruosités simples 1
Id. Omphalocéphales 291

Digitized by Google

Digitized by Google

INTRODUCTION

Le zèle que déploie la génération contemporaine pour l'étude de la zoologie et de ses diverses branches va sans cesse en croissant. De nombreux travaux sont produits qui se trouvent presque à l'étroit dans les recueils publiés dans la plupart des pays d'Europe. Il est même des nations qui possèdent plusieurs de ces archives de la science zoologique; aucune de celles où le travail intellectuel se développe avec activité n'en est privée, à l'exception de la Suisse.

Nos établissements d'instruction supérieure ne sont pas les seules pépinières de travaux de mérite. La Suisse peut à juste titre s'enorgueillir du nombre de ses savants qui ont voué à la science un culte d'autant plus ardent qu'il est plus désintéressé. A Genève, entre autres, l'école de F.-J. Pictet-de la Rive et de R.-E. Claparède tient une large place dans la renommée scientifique du pays aux yeux de l'étranger.

Ce n'est donc pas l'étoffe qui manque pour entretenir une publication périodique spéciale; loin de là; mais ce qui fait défaut, c'est plutôt l'unité. Les travaux zoologiques que nous produisons n'ont que le choix entre deux

Digitized by Google

alternatives : aller à l'étranger frapper à la porte des recueils qui s'y publient, ou s'enfouir dans les publications des sociétés cantonales où ils disparaissent au milieu des mémoires consacrés à d'autres sciences et échappent ainsi le plus souvent à l'attention des nombreuses personnes qui s'intéressent à la zoologie.

Indiquer ces inconvénients, c'est donner une justification plus que suffisante de l'œuvre que nous entreprenons. Les travaux qui sont produits annuellement en Suisse ou par des Suisses et qui sont, les uns perdus pour le pays, les autres à peu près perdus pour la science zoologique, suffiraient à alimenter plus d'un recueil comme le nôtre. Si l'on a peine à se rendre compte de l'activité scientifique de notre pays, cela tient à cette dispersion contre laquelle nous voudrions réagir. Puissent nos efforts contribuer à maintenir la renommée scientifique de notre patrie !

Est-ce à dire que les colonnes de notre Recueil seront exclusivement réservées aux nationaux ? Cela serait absurde; car la science est cosmopolite; et puis nous ne pouvons renier la dette contractée vis-à-vis des savants étrangers pour l'hospitalité dont nous jouissons dans leurs publications. Ils seront donc les bienvenus. Mais, dans une œuvre de ce genre, c'est surtout sur nous-mêmes que nous devons compter.

Nous accueillerons indifféremment les mémoires rédigés dans l'une ou l'autre des trois langues principales qui se parlent en Suisse, l'allemand, le français et l'italien.

Digitized by Google

Nous n'hésiterons pas non plus à publier les mémoires importants qui ont été déjà imprimés dans les recueils à contenu mixte des divers cantons, pourvu qu'ils soient de date récente. En pareil cas nous préférerons en donner une traduction.

Outre les travaux originaux, nous ferons bon accueil aux mémoires qui sauront exposer, dans un langage clair et facile à comprendre, certains groupes de recherches traitant d'un même sujet.

Enfin, nous espérons réunir les travaux relatifs aux branches les plus diverses de la zoologie, mais nous nous limiterons strictement à cette science, déjà assez vaste, sans exclure cependant les communications d'ordre pratique sur les procédés ou les instruments.

Puisse l'exécution être digne du programme!

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LA

CAUSE DE QUELQUES MONSTRUOSITÉS SIMPLES

ET DE

DIVERS PROCESSUS EMBRYOGÉNIQUES

Par M. Stanislas Warynski
Préparateur à l'amphithéâtre d'anatomie humaine,

et M. Hermann Fol
Professeur à l'Université de Genève.

INTRODUCTION

Les déviations qui se produisent souvent dans le cours normal du développement embryonnaire et qui aboutissent à la formation des monstres simples autositaires, ont de tous temps attiré l'attention des embryogénistes les plus distingués. Il serait superflu de donner les preuves de cette assertion, car on se rappelle l'intérêt que C. F. Wolf, C. E. von Baer, Bischoff, pour ne citer que les plus célèbres, ont toujours montré pour la tératogénie. A. von Haller, que nous pouvons bien appeler le père de la tératologie, car il a le premier tiré cette science du chaos et montré que les monstruosités obéissent à des lois déterminées, et après Haller : Meckel, Étienne et Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire ont consacré à cette étude des années de travail.

L'embryogénie n'était, à son début, qu'un petit rameau de la physiologie et de l'anatomie comparée. Le rameau a prospéré si

Digitized by Google

bien qu'il est devenu le tronc principal, dont l'anatomie comparée n'est plus qu'une branche. Il faut être peu au courant des progrès actuels de la science zoologique, pour oser affirmer le contraire; car il suffit de jeter un coup d'œil sur la bibliographie contemporaine, pour se convaincre que l'embryogénie absorbe les trois quarts du travail de la génération actuelle des anatomistes, et que c'est à elle qu'on demande la solution de tous les grands problèmes de morphologie et d'histologie.

Il serait superflu de faire ici un aperçu historique complet des phases que la conception des processus embryogéniques a successivement traversées. Nous nous bornerons à rappeler que l'ancienne théorie de l'évolution, telle que Leibnitz et Bonnet l'ont soutenue, est absolument abandonnée. D'après cette théorie surannée le germe contiendrait un être semblable de tous points à l'adulte, sauf pour les dimensions qui seraient moins que microscopiques. Si tel était le cas, à quoi servirait de faire des expériences sur un embryon, puisque le résultat ne différerait en rien de celui que donnerait l'expérimentation infiniment plus aisée de l'adulte? La cause des monstruosités restait inexplicable, et l'on en était réduit à admettre que, de même que l'organisation normale, les déviations étaient préformées et existaient dans le germe dès son origine. Ces stériles conceptions d'une philosophie mystique ne purent pas se soutenir en présence de la théorie de l'épigénèse qui illustra à jamais le nom de C.-F. Wolff. Le célèbre naturaliste enseigna que le germe ne présente, au début, aucune trace de l'organisation qu'il est appelé à produire, que les parties de l'adulte se montrent successivement dans des blastèmes en apparence informes, et n'apparaissent d'abord que sous forme d'ébauches qui auront à se modifier considérablement pour atteindre leur état définitif. Les zoologistes s'occupèrent aussitôt et avec un zèle croissant, de faire l'histoire de toutes ces modifications successives, qui constituent le vaste domaine de l'embryogénie. D'autre part, il était clair qu'une perturbation, produite par une cause externe ou accidentelle, devait avoir des conséquences toutes différentes et bien plus profondes sur ces ébauches en voie de différenciation que sur des organes tout formés. L'origine des monstruosités devenait explicable et la solution de toute la série des problèmes que comporte ce sujet s'imposait à la science. Si, malgré cela, le nombre des investigateurs qui se sont occupés de tératogénie est si restreint, cela tient à ce qu'on n'a pas toujours

Digitized by Google

compris quel parti l'embryogénie normale devait un jour tirer de l'étude des déviations précoces.

Les phénomènes embryogéniques sont si complexes et enchevêtrés, les causes et les effets se mêlent si intimement, qu'il faut une analyse des plus rigoureuses pour les aborder avec quelque chance de succès. Deux méthodes s'offrent à nous pour arriver à cette analyse : l'étude comparative du développement des diverses espèces animales, et l'expérimentation sur une espèce type. La première de ces méthodes est presque exclusivement cultivée de nos jours et donne les résultats les plus brillants ; mais la seconde ne mérite pas l'oubli dans lequel on la laisse, car elle peut seule nous donner la solution de beaucoup de questions, que l'embryogénie comparée ne saurait atteindre.

Il nous était bien facile de faire des monstres nouveaux, de les décrire et de leur donner des noms tirés du grec ; c'eût été perdre complètement de vue le but important que nous nous étions proposé, pour aller nous échouer dans les bas-fonds de la tératologie descriptive. Nous avons préféré nous maintenir sur le terrain de l'embryogénie expérimentale et analytique. Nous avons voulu apprendre à connaître certains facteurs organogéniques, en les isolant par une expérimentation soigneuse. Sans doute le travail dont nous allons exposer les résultats n'est qu'un bien petit commencement, mais nous croyons nous trouver sur une voie qui mènera à d'utiles découvertes.

MÉTHODE

Nous ne sommes pas les premiers qui ayons fait intervenir des agents modificateurs, pour en suivre les effets sur le cours du développement ; loin de là, car la liste de ceux qui ont expérimenté dans cette direction est déjà fort respectable, par la valeur encore plus que par le nombre des noms qui y figurent. Mais notre méthode est originale et nouvelle et diffère de tout ce qui a été fait jusqu'à ce jour. Aux expériences générales et vagues qui peuvent être interprétées de diverses façons, nous avons préféré l'intervention chirurgicale et directe dont les suites s'expliquent d'elles-mêmes.

Un court aperçu des essais qui ont été tentés fera mieux sentir combien ils diffèrent de la marche que nous avons suivie.

Swammerdam est le premier qui ait expérimenté dans cette

Digitized by Google

direction. Il produisit artificiellement sur les ailes et les pattes des insectes, les déformations que ces animaux présentent parfois naturellement au sortir de la chrysalide ; mais son mémoire a été perdu. Réaumur et von Baer pratiquèrent l'incubation d'œufs de poule maintenus debout, et obtinrent ainsi quelques anomalies de développement, mais ils ne semblent pas avoir procédé avec méthode et intention.

Plus tard, Prevost et Dumas (Index bibl. V) mentionnent incidemment ce sujet dont ils paraissent s'être occupés, mais sans faire connaître leurs résultats. Quelques années plus tard, Prevost reprit cette étude en collaboration avec Lebert, mais ils ne terminèrent pas ce travail et en tous cas ils n'en publièrent rien. Nous ignorons donc quelles peuvent avoir été leurs méthodes. Il est probable cependant qu'ils se servirent de l'incubation des œufs de poule à des températures trop hautes ou trop basses, car ils se sont beaucoup occupés de la température la plus favorable à l'incubation et l'ont trouvée entre 38 et 40 degrés centigrades.

Les expériences de Liharzik (VII) s'adressent à des embryons beaucoup plus avancés en âge. Lorsque le petit poulet a dépassé la première moitié de l'incubation, il ne peut plus se retourner dans sa coquille. Il est fixé de telle façon que sa tête est habituellement tournée vers le gros bout, sa queue vers le bout mince de l'œuf. L'auteur que je cite a mis cette circonstance à profit, pour éprouver l'effet de la pesanteur sur le développement embryonnaire. Il plaça les œufs, pendant la seconde moitié de l'incubation, dans une position verticale, et trouva que la partie qui s'était trouvée tournée vers le bas était toujours beaucoup plus développée et mieux nourrie que l'autre. C'était donc tantôt la tête, tantôt l'abdomen, qui était atrophié ou hypertrophié, suivant la manière dont l'œuf avait été tourné. Cette méthode n'est applicable qu'à des poulets déjà trop formés pour pouvoir encore devenir monstrueux.

Panum (VIII) est le premier qui ait fait connaître les résultats d'une longue série d'expériences tératogéniques. Il fit couver des œufs de poule à deux jaunes et tira quelques conclusions des cas dans lesquels un des jaunes avait exercé une pression sur l'embryon qui se développait à la surface du second jaune. Outre ces cas accidentels, il eut recours au refroidissement d'œufs de poule qui avaient déjà commencé leur développement embryonnaire. L'embryon, arrivé à l'âge de deux ou trois jours, ne peut pas

Digitized by Google

subir impunément un refroidissement, de 4 à 6 heures de durée, à la température de l'air d'une chambre. Il se produit des exsudations et des adhérences avec la membrane vitelline et même avec la membrane qui tapisse la coquille; c'est tout au moins ainsi que Panum explique les anomalies de diverse nature que présentent les embryons soumis à ce traitement. Mais il est clair que la relation, entre une cause aussi indirecte et un effet aussi variable, est pour le moins incertaine et sujette à discussion.

D'autre part Lombardini (XII) chercha à modifier le cours normal du développement, en soumettant les œufs de poule, pendant l'incubation, à l'action de courants électriques ou à des mouvements rotatoires; il obtint souvent des monstres, mais la nature de la monstruosité étant inconstante et sans relation avec le traitement auquel les œufs avaient été soumis, il était clair que ces déviations étaient dues à des causes qui échappaient à l'expérimentateur.

A l'époque où Panum publiait ses recherches, Dareste avait déjà commencé les siennes. Les expériences de ce célèbre tératologiste sont certainement les plus suivies et les plus variées qui aient été faites jusqu'à ce jour; et, si les conclusions auxquelles il aboutit sont aussi discutables, cela tient surtout au vice inhérent à l'expérimentation indirecte. En effet cet auteur avoue lui-même que toutes les méthodes dont il s'est servi pour produire des monstres, sauf une, donnent des résultats dont il est impossible de « prédire la nature. »

Ses déclarations sont même si catégoriques que nous ne pouvons mieux faire que de les citer textuellement. A la page 84 de son bel ouvrage (XVI) nous lisons :

« Les mêmes anomalies peuvent être produites par les condi-
« tions physiques les plus différentes. Ainsi les quatre procédés
« tératogéniques que j'ai décrits dans le chapitre précédent,
« quelque différents qu'ils soient, m'ont cependant donné les
« mêmes faits tératologiques. Les anomalies que Panum a pro-
« duites par l'emploi du refroidissement temporaire des œufs,
« et celles que Lombardini a produites par l'emploi de courants
« électriques, sont également de même nature que celles que
« j'ai produites par de tout autres procédés. En d'autres ter-
« mes, il n'y a pas, le plus ordinairement du moins, de relation
« nécessaire entre l'emploi d'une certaine condition physique
« comme cause modificatrice, et une certaine modification de
« l'organisme. »

Digitized by Google

Et plus loin :

« Les différents types de la monstruosité ne dépendent pas « de la nature même des causes tératogéniques, mais de l'in- « tensité de leur action, et très probablement aussi de la durée « pendant laquelle cette action s'exerce sur le germe. En d'au- « tres termes, elles ne sont point, comme on le dit en médecine, « des causes spécifiques, puisqu'elles ne produisent pas des « effets déterminés ; ce sont seulement des causes perturba- « trices. »

Voici du reste quelles sont les méthodes par lesquelles Dareste a modifié le cours normal du développement :

1° L'incubation dans un air trop sec ; 2° L'incubation d'œufs maintenus dans une position verticale ; 3° L'élevage d'œufs enduits d'une couche imperméable sur une portion plus ou moins grande de leur surface ; 4° L'échauffement inégal de l'embryon, la source de chaleur étant appliquée latéralement, à une distance plus ou moins grande du point culminant où la cicatricule vient toujours se placer. Cette méthode exige naturellement l'emploi d'une couveuse à air libre, car, sans cela, la température ne tarderait pas à s'égaliser dans tout le contenu de l'œuf ; c'est celle que ce tératologiste a principalement employée, parce que c'est la seule dont il pût prédire d'avance les effets avec quelque vraisemblance,... et encore !

Maggiorani essaya l'influence que pouvait avoir le magnétisme d'un gros aimant sur le développement. Les différences que cet expérimentateur croit avoir remarquées entre les poulets soumis à l'expérience et ceux qui servaient de témoins ont été si minimes et inconstantes, que nous sommes tentés de les attribuer à quelque petite différence de température, due à la conductibilité du fer de l'aimant, bien plutôt qu'à une influence magnétique. L'un de nous avait fait, il y a quelques années, des essais dans la même direction, en collaboration avec M. Spencer. Nous avions employé des moyens bien plus puissants que ceux de Maggiorani : un fil de cuivre isolé et enroulé autour de l'œuf, en forme de solénoïde, était parcouru par un courant puissant. Nous fîmes agir tantôt des courants continus, tantôt des courants induits et interrompus. Nous crûmes bien au premier abord remarquer un ralentissement dans le développement des œufs magnétisés, mais d'autres essais nous montrèrent qu'il s'agissait simplement d'un léger abaissement de température produit par la conductibilité du fil de cuivre. Cette

Digitized by Google

cause d'erreur une fois éliminée, nous ne trouvâmes plus la moindre différence entre les œufs électrisés et ceux qui avaient été mis simultanément en incubation pour servir de témoins et de points de repère.

Tout dernièrement; Gerlach et Koch (XXI) ont verni toute la surface de la coquille des œufs, à l'exception seulement d'un petit rond de 4 ou de 6 mm. de diamètre. Dans certains cas, ces œufs furent placés dans la couveuse de telle façon que la portion encore perméable de la coquille se trouvât au-dessus de la cicatricule; dans d'autres cas, le disque dépourvu d'un enduit imperméable se trouvait à un centimètre du point culminant.

Enfin Dareste (XIX) a soumis les œufs aux secousses d'une machine dite tapoteuse, avant de les couver.

La plupart de ces méthodes donnent des résultats qui défient toute prévision, et même pour celles dont les conséquences peuvent être prédites avec un certain degré de probabilité, la relation entre la cause et l'effet n'est rien moins que claire.

Nous avons tâché d'éviter ces écueils en agissant directement sur l'embryon. Déjà au siècle dernier, Beguelin (II) eut l'idée d'enlever à l'œuf de poule le gros bout de la coquille et de le remplacer par un disque de verre, afin de pouvoir démontrer directement à son auditoire les phénomènes du développement. La démonstration devait laisser fort à désirer, et nous doutons que l'expérience ait souvent réussi au delà des premières heures après l'opération. En tout cas ce naturaliste n'a pas eu l'idée d'en profiter pour résoudre des questions de tératologie.

Valentin et plus tard Leuckart essayèrent d'agir directement sur l'embryon en ouvrant la coquille de l'œuf. L'idée était bonne, mais les procédés opératoires furent tels qu'ils ne pouvaient mener qu'à des insuccès. C'est surtout la production des monstruosités doubles que ces expérimentateurs avaient en vue; ils crurent pouvoir l'obtenir en fendant au couteau le blastème embryonnaire. Valentin essaya aussi de poser un fil sur l'embryon pour produire une pression locale. Mais ces opérations faites à travers une fissure étroite de la coquille, au petit bonheur et sans voir l'embryon sur lequel on croyait opérer, ne pouvaient évidemment pas donner de résultats utilisables. Ils n'ont jamais été publiés.

Leuckart et son collaborateur Schrohe (IX) reprirent ces expériences avec un manuel opératoire un peu plus perfectionné,

Digitized by Google

toujours dans l'espoir de produire les monstruosités doubles, en fendant le blastoderme. Les résultats furent absolument négatifs.

Plus récemment, Scymkiewizc (XIII) a essayé d'exciser un morceau de la coquille, à des œufs de poule, et de le remplacer par une lamelle de verre pour continuer l'incubation, après avoir soumis l'embryon à une lésion. C'était la même idée qui nous est venue, sans que nous eussions connaissance des tentatives de cet expérimentateur. Toutefois les procédés opératoires étaient trop imparfaits pour donner des résultats utilisables. Les embryons ainsi traités ne continuèrent pas à se développer, ou bien ils présentèrent des monstruosités profondes et complexes qui provenaient de la mauvaise occlusion de la coquille et masquaient entièrement les suites directes de la lésion. Dans nos tout premiers essais, nous avions aussi tenté de reboucher le trou de la coquille avec une lamelle de verre collée avec de la cire ; mais nous ne nous sommes pas laissés décourager par ces premiers insuccès.

Ainsi donc tout ce qui a été fait avant nous dans la voie que nous nous sommes tracée, se réduit à de simples intentions ou à des insuccès. L'opération n'est, en effet, pas tout à fait aussi simple qu'on pourrait le croire, et la réussite dépend de certaines conditions qu'il faut connaître. On sait, par exemple, que si l'on met en incubation un œuf dont la coquille présente une fissure, l'embryon ne se développe presque jamais.

Notre manuel opératoire, perfectionné par l'expérience, a consisté à pratiquer en un point de l'équateur d'un œuf de poule, une fenêtre carrée de 2 à 3 centimètres de diamètre. Les coupures doivent être parfaitement nettes et linéaires. Au début, nous nous sommes servis à cet effet d'un petit tour de dentiste, de fabrication américaine. Mais bientôt l'un de nous a acquis une telle habileté dans l'art de produire ces coupures à la main, en sciant avec un scalpel bien tranchant, que nous n'avons plus employé d'autre méthode. Après avoir ouvert ou enlevé le morceau découpé de la coquille, on a devant soi l'embryon, recouvert seulement par la membrane vitelline et par une couche d'albumine. Il est assez difficile de distinguer les parties du fœtus ainsi couché sur le jaune, et cette difficulté est d'autant plus grande que l'embryon est plus jeune. Nous avons dû renoncer à plusieurs expériences importantes, faute de pouvoir distinguer les blastèmes très jeunes sur lesquels nous avions l'intention d'opérer.

Digitized by Google

Nous produisons la lésion d'une partie déterminée de l'embryon, à l'aide d'un thermocautère de Paquelin ; dans certains cas nous avons fait usage du galvanocautère. Il faut de l'habitude pour juger le degré et la profondeur de la lésion, car l'embryon est recouvert d'une couche d'albumine qu'on ne peut pas enlever complètement, et qui se brûle au contact de la pointe incandescente. Nous avons utilisé aussi la chaleur rayonnante qui émane de la pointe rougie, pour produire des arrêts de développement, sans toucher le blanc d'œuf avec l'instrument. Cette méthode très élégante, ne permet malheureusement pas de localiser strictement l'action altérante.

La plus grande difficulté de notre méthode est d'obtenir une bonne occlusion de l'ouverture de la coquille, car si la fermeture n'est pas parfaite, l'embryon périt immanquablement. Après avoir essayé diverses sortes de colle, qui ne peuvent pas sécher au contact de l'albumine, diverses sortes de vernis, de résines, de sparadraps, qui altèrent le blanc d'œuf et font périr l'embryon, nous avons fini par réussir avec la baudruche. Nous replacons très exactement le morceau excisé de la coquille, et nous fermons les fentes avec des bandes de cette sorte de baudruche que les pharmaciens vendent pour appliquer sur les coupures. Nous n'avons pas trouvé qu'il fût nécessaire de prendre d'autres précautions antiseptiques, que de veiller à la propreté des instruments et des matériaux employés. Pour continuer l'incubation, il est bon de tourner l'œuf de telle façon que la fenêtre soit de côté, et l'embryon en regard d'une partie intacte de la coquille. Si ces conditions sont bien remplies, l'embryon continuera pendant plusieurs jours à se développer, comme si la coquille n'eût pas été ouverte. Les conséquences de la lésion ne seront obscurcies par aucune cause perturbatrice.

Notre couveuse, chauffée au gaz et munie d'un régulateur d'Arsonval, nous donne une température d'une constance remarquable, que nous maintenons entre 39 et 40 degrés centigrades. Nous avons soin de retirer les œufs chaque jour, de les laisser refroidir pendant un quart d'heure et de les retourner avant de les remettre en place. Cette précaution est absolument indispensable, si l'on veut éviter la compression de l'embryon et ses suites, telles qu'hydropisie, omphalocéphalie, etc.

Digitized by Google

LA LÉSION DU PROSENCÉPHALE ET SES CONSÉQUENCES

Si l'on applique la pointe du thermocautère sur l'extrémité antérieure de l'encéphale d'un embryon de poulet arrivé au second jour de l'incubation, la cautérisation détruira une portion de l'épiderme de la tête, ainsi qu'une étendue plus ou moins grande des tissus destinés à former les hémisphères cérébraux et la voûte de l'entrencéphale. La plaie se referme assez promptement, et il devient difficile d'en retrouver la position, même sur des coupes transversales. Le développement suit son cours normal, sauf sur quelques points que nous indiquerons. Ces sujets sont presque aussi gros que des embryons normaux du même âge. Deux jours après l'opération, les anomalies sont parfaitement indiquées.

Ce qui frappe à première vue dans l'aspect de ces monstres (voy. Pl. I, fig. 1), c'est la forme singulière de la courbure de la tête et du dos. L'encéphale est presque rectiligne, et l'on n'aperçoit pas, à première vue, cet angle droit si apparent que présente la tête d'un embryon normal du même âge, angle dont le sommet est occupé par le volumineux mésencéphale. La disparition du mésencéphale n'est pourtant qu'apparente ; cette partie du cerveau existe, comme aussi le prosencéphale, mais tous deux sont réduits à de très faibles dimensions. Chez l'embryon monstrueux que représente notre figure 1, la tête s'amincit antérieurement, mais elle se termine carrément ; elle présente, par conséquent, deux angles droits qui sont occupés par le mésencéphale et le prosencéphale, tous deux si petits qu'on a peine à les reconnaître. Le postencéphale participe aussi à cette atrophie du cerveau, mais beaucoup moins que les parties situées plus en avant. L'un des deux yeux existe et possède même une coupe rétinienne et un cristallin. Il présente presque la forme qui serait normale chez un embryon un peu plus jeune, sauf ses dimensions restreintes. L'autre œil est complètement atrophié. La plaie produite par cautérisation et qui règne sur le côté dorsal du postencéphale et du mésencéphale, n'est pas encore complètement refermée, mais le tissu conjonctif environnant pousse avec tant de vigueur, que l'ouverture n'aurait pas tardé à disparaître ; l'encéphale lui-même n'a plus qu'une très petite ouverture. Quelques heures d'incubation de plus, et la fermeture aurait été complète.

Digitized by Google

Nous avons donné (pl. I, fig. 2) une représentation d'une forme assez différente de la précédente et qui s'est parfois produite dans nos expériences. Le mésencéphale est encore assez volumineux, tandis que le prosencéphale est si petit qu'il échappe à première vue; l'examen des tranches minces est nécessaire pour faire reconnaître son existence sous des dimensions excessivement réduites. Dans ce cas, l'action du cautère s'est donc trouvée beaucoup plus strictement localisée que dans le cas précédent. La plaie est presque entièrement refermée. L'un des deux yeux est placé près de l'extrémité antérieure de la tête et présente des dispositions anatomiques presque normales. L'autre est situé plus bas et sur le côté, et nous offre des particularités de structure que nous décrirons plus loin.

Bien que la grande courbure du cerveau ne soit abolie dans aucun de ces cas, elle est pourtant si réduite dans ses proportions, qu'elle ne semble plus avoir d'influence sur la formation des parties mésodermales avoisinantes.

D'où il résulte que la tête est droite au lieu d'être courbée à angle droit et se rétrécit vers son extrémité antérieure, qui est normalement renflée en forme de cornue. La seconde courbure, si peu accentuée chez l'embryon normal, se présente chez notre premier embryon (fig. 1) sous forme de deux courbures de 90 degrés chacune, dont l'une est située à la nuque, un peu en arrière de l'organe de l'ouïe, tandis que l'autre occupe le bas de la région cervicale. Chez l'autre embryon (pl. I, fig. 2) ces deux angles se confondent en une seule courbure arrondie de plus de 150 degrés, comprenant le milieu et le bas de la région cervicale. Au-dessous du membre antérieur, dont le blastème est déjà bien reconnaissable, la région dorsale présente une kyphose accompagnée d'une légère scoliose à droite.

Nous avons mis en coupe deux de ces monstres qui nous ont présenté certaines dispositions anatomiques inattendues. La blessure produite par le cautère a presque disparu par le rapprochement des tissus sains environnants (Pl. II, fig. 1). L'encéphale est petit et resserré, et les tissus mésodermaux ont pris un tel accroissement, qu'ils forment la masse principale de la tête.

Nous savons, surtout depuis le travail de Lebedoff (XVIII), que dans les cas d'anencéphalie, le cerveau conserve sa forme primitive de gouttière ouverte du côté dorsal, et qu'il n'y a pas même un commencement de formation de la voûte crânienne. La forme

Digitized by Google

de la gouttière est seulement masquée, dans la suite, par l'apparition d'une quantité de replis irréguliers. Nous ne trouvons rien de semblable chez nos monstres, dont la voûte crânienne se reforme au contraire très bien, par guérison de la blessure. L'encéphale se complète en un tube à parois lisses, mais il est extrêmement réduit dans toutes ses dimensions, et si la tête possède encore un certain volume, c'est grâce au développement exagéré du tissu conjonctif (Pl. II, fig. 1), qui formera les méninges ainsi que les os et les muscles du crâne. Nous pouvons donc affirmer que si l'incubation avait été poussée jusqu'au terme du développement, nous n'aurions pas obtenu des anencéphales, mais seulement des microcéphales. Un auteur a donné sérieusement aux microcéphales humains le nom d'*hommes-singes;* nous aurions, d'après la même nomenclature, obtenu des *poulets-singes*. C'est un atavisme bien sujet à caution que celui qu'une piqûre du prosencéphale suffit à produire !

Les différences qui séparent les anencéphales des microcéphales sont donc profondes, mais elles n'excluent pas certaines ressemblances. Si nous n'en jugions que par le dessin que Lebedoff a donné d'un embryon de poulet anencéphale, il semblerait que les courbures du cou sont toutes différentes dans les deux cas. Mais l'embryon en question est beaucoup plus jeune que les nôtres, et paraît avoir subi une compression de toute la face dorsale. L'un de nous a rencontré, par hasard, un embryon de poulet anencéphale qui présentait des courbures presque identiques à celles de certains microcéphales obtenus artificiellement chez lesquels la cautérisation avait atteint toute la paroi dorsale de l'encéphale jusque dans la région de la moelle allongée. En pareil cas on voit se dessiner cette saillie du plancher du crâne et cet angle rentrant de la nuque qui sont si caractéristiques de l'anencéphalie. Cette forme ne serait donc pas une conséquence directe de la lésion telle que nous l'avons pratiquée, mais une suite de l'arrêt de développement de l'encéphale. Si les courbes normales expriment un état d'équilibre entre la tension des tissus des faces dorsale et ventrale de l'embryon, il est clair qu'en l'absence de la courbure à angle droit, dont les corps bijumeaux et l'hypophyse indiquent la place, cet équilibre s'établit d'une autre façon à peu près constante. La tension produite par la forme particulière du cerveau venant à manquer, les courbes s'établissent conformément aux tensions qui existent dans chaque région du dos.

Digitized by Google

Un fait singulier s'est produit chez un de nos monstres microcéphaliens. Chez ce sujet (Pl. I, fig. 1), le cautère paraît avoir agi un peu plus profondément à gauche qu'à droite, car l'œil droit est presque normal. L'œil gauche, dont nous avons étudié la structure sur des coupes transversales (Pl. II), présente une structure curieuse et intéressante. La coupe rétinienne (fig. 2—*r*) est petite, mais de forme à peu près normale. Dans la cavité du calyce, nous cherchons vainement le cristallin, qui devrait, à cet âge, former une masse lenticulaire creuse à paroi postérieure fortement épaissie. En revanche nous trouvons à la surface un épaississement local de l'épiderme (*e*), produit par l'allongement des cellules en forme de fibres. C'est la portion de l'épiderme qui devait constituer la moitié interne du cristallin. L'invagination qui devait amener ces tissus au fond de la cavité primitive du cristallin n'ayant pas eu lieu, ils sont restés étalés à la surface, et ont subi néanmoins les différenciations histologiques qui devaient en faire les fibres rubanées de cet organe. Quelques plissements irréguliers autour de ce disque épidermique indiquent les tissus qui devaient former les parois antérieures de la cavité du cristallin. On a soutenu que l'enfoncement de la moitié externe de la vésicule rétinienne, destinée à former la coupe rétinienne, était produit mécaniquement par la croissance et l'enfoncement du cristallin; le cas actuel suffit à réduire cette théorie à néant, puisque la coupe rétinienne s'est très bien formée, malgré l'absence d'un cristallin capable d'exercer une poussée quelconque contre la paroi de la vésicule.

Dareste a décrit tout récemment (XIX) une anomalie de l'œil qu'il a observée fréquemment chez des embryons de poulet affectés d'exencéphalie ou même de cyclopie, rarement chez des embryons du reste normaux, et qui consiste dans la suppression du cristallin, l'œil se trouvant réduit à la vésicule secondaire, c'est-à-dire à la coupe rétinienne. Le savant tératologiste s'est-il donné la peine de rechercher sur des tranches minces les rudiments des parties de l'œil qu'il croit absentes? il ne le dit pas; et si nous en jugeons par analogie avec les dispositions que les tranches minces nous ont révélées, nous sommes tentés d'en douter.

LES SUITES DE LA DESTRUCTION DU PROSENCÉPHALE

Dans l'espoir d'arriver à produire expérimentalement la cy-

Digitized by Google

clopie, nous avons essayé de soumettre des embryons plus jeunes à une lésion plus profonde de l'extrémité antérieure du cerveau. L'opération a été faite sur des embryons de 24 heures environ ; c'est dire que nous eûmes beaucoup de peine à discerner les parties sur lesquelles nous voulions opérer. Il nous fut impossible de mesurer exactement l'action de l'instrument, en sorte que nous obtînmes des embryons que la lésion n'avait pas atteints, et d'autres dont le cerveau était entièrement détruit. Chez ces derniers, le cœur présentait une disposition très intéressante. La figure 4, pl. I, représente un embryon, opéré à l'âge de 24 heures et couvé ensuite pendant encore 48 heures ; le tronc et le cou sont normaux, bien que retardés dans leur développement. Ils sont étalés à plat sur le jaune. Sur les côtés de l'extrémité tronquée se trouvent deux cœurs, comprenant chacun un ventricule et une oreillette, incomplètement séparés par un étranglement transversal.

La dualité du cœur est une monstruosité connue depuis fort longtemps, mais dont la véritable nature n'a été comprise qu'assez tard. Au siècle dernier, Littre (I) eut l'occasion d'examiner un cœur double rencontré dans une volaille. Nous ne pouvons lui faire un reproche de n'avoir pas compris les dispositions anatomiques et d'avoir cru que ces deux organes répondaient aux moitiés droite et gauche du cœur de l'adulte, puisque ce cœur lui a été remis isolé et à l'état de dessiccation. Au commencement de ce siècle, Meckel (III) rencontra deux cœurs dans une oie servie à sa table. Il indique le fait sans entrer dans aucun détail. Nous ne pouvons rien conclure de ces deux cas, si ce n'est que la dualité du cœur n'empêche pas les sujets qui en sont affectés d'arriver à l'état adulte, en conservant les apparences extérieures d'êtres normaux.

Plus récemment Panum (VIII) a rencontré un cœur double chez des embryons qui avaient subi une compression de leur extrémité antérieure ou dont la tête s'était soudée avec la surface du jaune. Il attribue le fait a une pression qui aurait été suffisante pour produire la division longitudinale d'un cœur qu'il suppose primitivement unique.

On ne pouvait évidemment comprendre l'essence même de cette anomalie avant de connaître l'origine normale de l'organe. Pander parle déjà en 1817 (IV) de deux replis latéraux qui se réunissent pour former le cœur, mais sa description est si vague qu'il est difficile de savoir si elle s'applique bien aux véri-

Digitized by Google

tables blastèmes latéraux du cœur. C'est seulement depuis les recherches de Dareste et Hensen, que la dualité primitive du cœur a pris sa place au nombre des faits admis dans la science. Cependant, Dareste (XI) s'était contenté des images fournies par des embryons entiers, colorés à l'iode. C'est donc à Hensen (XIV) et surtout à Kœlliker (XVII), que nous sommes redevables d'une démonstration anatomique et entièrement satisfaisante.

Dareste (XVI) représente les deux blastèmes cardiaques comme faisant partie du bord antérieur de l'aire vasculaire ; cette aire est divisée antérieurement en deux lobes dont les bords internes finissent par se réunir sous la tête de l'embryon. Cette interprétation n'est fondée que sur les apparences extérieures et cela seulement en ce qui concerne le poulet. Chez le lapin, il est facile de voir que les blastèmes cardiaques sont indépendants de l'aire vasculaire ; et du reste quelques coupes d'embryons de poulet ou de lapin suffisent à montrer que les blastèmes du cœur et les vaisseaux de l'aire vasculaire ne se trouvent pas au même niveau et ne se forment pas de la même manière. Les séries de coupes d'embryons normaux faites par l'un de nous confirment entièrement sur ce point les données de Kœlliker et de Gasser (XV).

Les blastèmes ont originairement une position latérale ; ils s'étendent ensuite en avant et viennent se réunir au-dessous de l'extrémité antérieure de la tête, en forme d'un Y renversé. Les tissus dans lesquels se forme le jambage de l'Y, sont originairement situés en avant de la tête et ne viennent se placer au-dessous que par suite d'un plissement. Si donc nous venons à détruire, par le feu, l'extrémité antérieure de la tête d'un embryon très jeune, nous supprimons ainsi la région dans laquelle la réunion devait se faire, et nous forçons le cœur à conserver sa disposition primitive. C'est précisément ce qui se trouve réalisé chez ces monstres dont nous avons figuré un exemple (Pl. I, fig. 4).

Dans le cas normal, cette phase, que nous avons rendue permanente, fait bien vite place à une autre, dans laquelle le cœur est unique et de forme symétrique. Puis il se contourne et se divise obliquement en un cœur aortique et un cœur pulmonaire. Cette division secondaire n'a rien de commun avec la dualité primitive. Si jamais l'occasion se présentait de disséquer un sujet semblable à ceux que Littre et Meckel ont mentionnés, on

Digitized by Google

trouverait, selon toute probabilité, une crosse aortique pour chacun des deux cœurs, et de chaque aorte on verrait partir une artère pulmonaire se rendant au poumon du même côté.

LES CAUSES DE L'OMPHALOCÉPHALIE

Cette curieuse monstruosité a été observée et décrite pour la première fois par Dareste (XVI). C'est une des monstruosités les plus communes des poulets couvés artificiellement. On ne l'a pas encore rencontrée ailleurs que chez les oiseaux, et il ne semble pas que les sujets qui en sont affectés soient jamais venus à terme. Elle consiste dans un déplacement très précoce de la tête qui se courbe à angle droit au niveau du postencéphale, et s'enfonce verticalement dans le jaune. Les deux moitiés du cœur ne pouvant se réunir au-dessous de la tête, vont se réunir au-dessus, pour constituer un cœur complet posé sur la nuque.

Dareste a reconnu que la cause première de cette anomalie devait être une pression, exercée de haut en bas sur la région céphalique de l'embryon, avant l'époque où les deux moitiés du cœur se réunissent. Jusque-là nous sommes entièrement d'accord avec ce savant tératologiste ; mais il nous est impossible d'admettre, comme il le fait, que cette pression soit exercée par l'amnios. Il faut avoir de bonnes raisons pour différer des opinions d'un savant aussi compétent ; l'on va voir que les nôtres sont excellentes :

1° Au moment où les blastèmes cardiaques sont encore séparés, et où l'extrémité antérieure de l'embryon doit déjà s'enfoncer, si l'omphalocéphalie doit se produire, *l'amnios n'existe pas encore*. Il ne peut donc pas être la cause première. 2° Une fois que l'anomalie est dessinée, l'amnios pourrait contribuer à la maintenir et à l'accentuer, mais à la condition d'être trop étroit et fortement tendu. Une membrane aussi mince et flexible ne saurait exercer une pression efficace qu'à cette condition. Or nous n'avons jamais remarqué que l'amnios fût tendu dans ces cas-là, mais l'avons au contraire trouvé lâche et flottant. Dareste lui-même ne semble pas avoir jamais vérifié ce point qui est à la base de toute sa théorie ; il ne le dit pas. 3° L'amnios peut faire entièrement défaut. Dans ce cas-là, l'omphalocéphalie ne peut lui être imputée.

Il est bien facile d'obtenir des monstres omphalocéphales. Il

Digitized by Google

suffit de ne pas retourner les œufs toutes les 24 heures, et de les couver d'une manière continue toujours dans la même position. La recette n'est pas compliquée: dans ces conditions on obtient rarement un embryon normal. La plupart périssent jeunes par suite d'hydropysie, et l'omphalocéphalie se présente à tous les degrés. Le motif est facile à saisir : le jaune étant moins dense que le blanc d'œuf, tend à surnager et à venir s'appliquer contre la coquille, serrant ainsi l'embryon contre un corps dur.

N'oublions pas, en effet, que l'embryon de poulet est étendu à plat sur un matériel mou et semi-liquide : le jaune. Dans la région qui avoisine immédiatement l'embryon, ce matériel est plus tendre encore qu'ailleurs et présente en cet endroit une teinte particulière qui lui a valu le nom de vitellus blanc. Une membrane excessivement mince et flexible enveloppe à la fois le jaune et l'embryon. Cette membrane, que l'on nomme vitelline, n'est pas tendue, car le jaune ne la remplit pas entièrement; elle ne peut donc pas exercer de pression sur l'embryon dans le cas normal, puisqu'elle est flottante. Son extrême flexibilité n'exclut pas cependant une certaine solidité et un manque d'élasticité, qui se font sentir lorsque les parties externes de l'embryon viennent à se souder à cette membrane. Si l'on essaye de presser sur le jaune d'un œuf normal à l'aide d'un corps dur, un manche de scalpel par exemple, le vitellus tout entier s'échappe en s'enfonçant dans le blanc, et la portion du jaune que l'on touche cède à la pression, grâce à l'ampleur de la membrane vitelline. Tant que le vitellus est suspendu au milieu du blanc d'œuf, l'embryon est donc admirablement bien protégé contre tout danger de compression. Mais dès qu'il se met à remonter à travers le blanc, en vertu de son faible poids spécifique, il se rapproche de la face interne de la coquille et pousse l'embryon de bas en haut contre cet obstacle rigide. Le seul obstacle à ce déplacement du jaune se trouve dans la viscosité de l'albumine et dans la disposition spirale de ses couches. On sait, en effet, que le blanc d'œuf a une structure qui lui donne une consistance et une élasticité toutes particulières; pour le rendre homogène et liquide, on est obligé de le battre en neige et de le filtrer.

Mais la résistance de l'albumine n'est pas illimitée; petit à petit elle cède, d'autant plus que l'embryon absorbe les couches de blanc avec lesquelles il est en contact. Ce fait a été signalé par L. Agassiz (VI), en ce qui concerne la tortue et mis en

Digitized by Google

pleine lumière par Dareste. Si l'on a soin de retourner les œufs chaque jour, on interpose chaque fois une portion neuve et épaisse d'albumine entre l'embryon et sa coquille, et ce coussin moelleux empêche un décubitus, si dangereux pour lui. En prenant cette précaution, nous ne faisons qu'imiter la poule dont l'instinct est de retourner ses œufs en les piétinant, chaque fois qu'elle recommence à couver.

Dareste a-t-il eu soin de retourner ses œufs? il est singulier que, dans le chapitre consacré aux méthodes d'incubation, ce sujet soit entièrement passé sous silence! Si cet expérimentateur n'avait pas accordé à ce point toute l'attention qu'il mérite, et qu'il ait souvent négligé la précaution indiquée, nous nous expliquerions facilement bien des parties de son livre qui autrement nous paraissent obscures.

En effet, Dareste passe en revue dans son livre toute une longue série de monstruosités simples autositaires, par exemple, la cyclopie, l'anencéphalie, l'exencéphalie, la coelosomie et l'ectromélie, les déviations de la colonne vertébrale et des membres, et, chaque fois, il en attribue la cause première à un arrêt de développement de l'amnios. Cette phrase revient, pour ainsi dire, à la fin de chaque chapitre, et toutes ces assertions sont résumées dans l'énoncé suivant : « Les arrêts « de développement de l'amnios..... sont le point de départ « de presque toutes les monstruosités simples autositaires. » Et l'auteur ajoute qu'il a constaté ces faits par l'observation directe. De la part d'une membrane aussi mince et aussi élastique que l'amnios, il faudrait de forts rétrécissements en forme de bride, pour produire les effets qu'on leur attribue et c'est ce que nous n'avons jamais vu, sauf les cas de soudure avec la membrane vitelline. Le tératologiste français avoue du reste avec une entière franchise qu'il a rencontré un certain nombre de monstres appartenant aux mêmes espèces et chez lesquels l'amnios était dans des conditions normales; mais il a la conviction que, dans ce cas, l'amnios a exercé une pression temporaire et repris ensuite la forme régulière. C'est une supposition purement gratuite et que rien ne justifie. L'auteur lui-même n'a aucune raison à faire valoir en faveur d'une hypothèse aussi invraisemblable, si ce n'est qu'elle est nécessaire à sa théorie. Ailleurs (XVI, p. 228) le même auteur confesse son étonnement de voir que les faits de pression peuvent se produire exactement les mêmes chez les embryons dépourvus d'amnios; il admet

Digitized by Google

qu'en pareil cas la compression est produite par la membrane vitelline ou par la coquille de l'œuf. Cette dernière explication, à laquelle Dareste ne recourt que comme pis-aller, nous semble être la bonne. L'amnios ne peut à notre avis exercer une pression efficace, tant qu'il n'est pas refermé, et il ne se ferme pas, chez le poulet, avant le troisième jour. Or, les monstruosités ont toutes leur origine avant cette époque. Le rôle de l'amnios est bien plutôt de protéger l'embryon contre les pressions extérieures et ces pressions sont produites, non pas par l'amnios, mais malgré l'amnios. Panum (VIII) était dans le vrai lorsqu'il indiquait la membrane vitelline et même celle qui tapisse la coquille comme agents de compression. Le rebord de l'amnios en voie de formation peut se souder à ces membranes et se trouver ainsi arrêté dans son développement. Il ne contribue à la compression que d'une manière tout à fait indirecte ; le rôle principal est joué par les adhérences et les brides qui sont la conséquence de la même inflammation qui a causé l'arrêt de développement de l'amnios.

Mais même à supposer que cette enveloppe membraneuse puisse être refermée assez tôt et sur une étendue assez grande pour pouvoir influer sur l'évolution des blastèmes encore tendres, nous chercherions vainement à nous représenter le mécanisme par lequel cette influence peut produire les effets qu'on lui attribue. Nous avons montré plus haut que l'embryon se trouve presque flottant dans une substance semi-liquide; si donc nous venions à saisir l'amnios avec des pinces et à le soulever en forme de repli, produisant ainsi un rétrécissement artificiel, nous verrions l'embryon s'enfoncer légèrement dans le jaune. Si la pince soulevait un repli suffisamment large, les bords des lames pariétales du mésoderme se recourberaient vers le haut en cédant à la traction, mais l'on ne voit pas trop comment les parties axiales de l'embryon pourraient être sérieusement atteintes. La coelosomie et la symélie sont donc les seules monstruosités qu'on pourrait, avec quelque apparence de raison, attribuer à une traction de la part d'un amnios trop étroit ; et encore faudrait-il prouver que l'arrêt de développement des lames pariétales et de l'amnios ne sont pas concomitants et sont bien dans le rapport de cause à effet. Chez les monstres coelosomiens de l'espèce humaine que nous avons eus entre les mains, l'amnios était de dimensions normales.

On a grandement exagéré de toute manière l'importance

Digitized by Google

physiologique de cette enveloppe embryonnaire. Panum a déjà montré que des embryons de poulet peuvent se développer d'une façon normale avec un amnios très incomplet et largement ouvert. Nous-mêmes avons détruit, à l'aide du thermocautère, le repli amniotique au moment où il commence à se soulever. L'embryon privé de son enveloppe a continué à se développer normalement pendant plusieurs jours.

Je rappelle enfin que, d'après Lebedoff, l'anencéphalie prend son origine bien avant l'apparition du premier rudiment de l'amnios. La théorie de Dareste est-elle applicable à certains cas ? nous n'oserions pas encore le nier absolument, mais ces cas doivent être bien exceptionnels.

LES CAUSES DE L'HÉTÉROTAXIE

Ce problème intéressant n'a été abordé avant nous que par deux expérimentateurs. Lombardini (XII) essaya de produire l'inversion en soumettant les œufs de poule à des mouvements de rotation pendant l'incubation ; il constata dans plusieurs cas un retournement de la tête, sans qu'il y eût pour cela d'inversion véritable. Le physiologiste italien désigna cette inversion apparente du nom de « *Falso rotamento ;* » et conclut de ces faits que le mouvement n'a pas d'influence sur la production de l'hétérotaxie.

Dareste (XVI, p. 186) s'adressa au développement inégal des deux moitiés de l'embryon qu'il obtenait par l'échauffement unilatéral de l'œuf dans une couveuse à l'air libre. L'aire vasculaire prend habituellement un développement plus grand du côté tourné vers la source de chaleur. Les conclusions de ces expériences sont que « l'inversion se produit, mais non d'une manière « constante, dans le cas où le plus grand développement de « l'aire vasculaire se fait à la gauche de l'embryon. Alors l'anse « cardiaque apparaît à la gauche..... » Cet excès de développement de l'aire vasculaire à gauche n'est pas la seule cause de l'anomalie et ne suffit pas à la déterminer ; mais l'hétérotaxie s'est souvent produite par séries, ce qui montre qu'une cause commune avait agi sur tous les œufs de la même couvée. Les expériences du zélé tératologiste ne nous paraissent cependant pas tout à fait concluantes ; les incubations dans cette forme de couveuse sont irrégulières, la température étant très difficile à

Digitized by Google

régler. Dans certains cas, l'aire vasculaire reprenait par la suite sa forme normale, mais souvent aussi le développement s'arrêtait et l'embryon périssait. En présence de ces données, il est permis de se demander si l'hétérotaxie se produisait bien par suite d'un excès de développement du côté gauche, ou si elle ne prenait pas plutôt naissance dans les cas où, la température étant devenue trop haute avait paralysé l'évolution du flanc gauche, sans nuire à celle du côté plus éloigné de la source de chaleur ?

Certains motifs nous donnaient à penser que l'hétérotaxie doit être une conséquence d'un excès de développement du flanc *droit* ou d'un *arrêt* de développement du côté *gauche*. En effet, chez les monstres doubles divisés sur toute leur longueur, c'est le sujet de droite qui présente l'inversion viscérale, et c'est celui-là dont le flanc gauche est en quelque sorte taillé dans une étoffe trop étroite.

Au premier abord on serait plutôt tenté de croire que la croissance la plus rapide doit appartenir au flanc qui se tourne vers le spectateur, c'est-à-dire au flanc droit. Mais un peu de réflexion montrera bien vite que ce n'est qu'une simple impression, et que rien dans la disposition de l'embryon ne peut nous apprendre où se trouve l'inégalité de croissance. Si le côté droit semble plus large par suite du déplacement de la partie antérieure de l'embryon vers la gauche, il ne faut pas oublier, d'autre part, que le côté gauche forme un grand repli qui s'enfonce dans le jaune. La coupe transversale de la région céphalique de l'embryon rappelle un *s* de lettres, et il est bien difficile de dire, à priori, quel est le jambage de l'*s* qui détermine le plissement. Mais si l'on songe que le frottement contre la membrane vitelline doit mettre un certain obstacle au déplacement de la tête, l'on sera tenté de considérer comme fait initial ce repli qui s'enfonce dans le jaune et d'attribuer au flanc gauche la croissance la plus rapide et la plus précoce. La question est complexe et c'est à l'expérimentation que doit rester le dernier mot.

Armés de notre manuel opératoire déjà très perfectionné, nous résolumes d'attaquer ce problème par l'expérience directe. Si nous poussions l'action du cautère assez profondément pour détruire les tissus du côté gauche nous produisions par là des adhérences qui masquaient le résultat. Nous donnâmes donc la préférence au procédé suivant : après avoir mis à découvert un embryon de poulet de 24 ou de 48 heures nous

Digitized by Google

présentons la pointe incandescente du thermocautère tenue horizontalement, c'est-à-dire parallèlement à la surface et à l'axe longitudinal de l'embryon, aussi près qu'il est possible d'aller sans toucher la mince couche de blanc d'œuf qui le recouvre. La chaleur rayonnante très vive produit une altération des tissus embryonnaires qui ralentit leur développement subséquent.

Dans les cas où cette opération fut exécutée sur des embryons

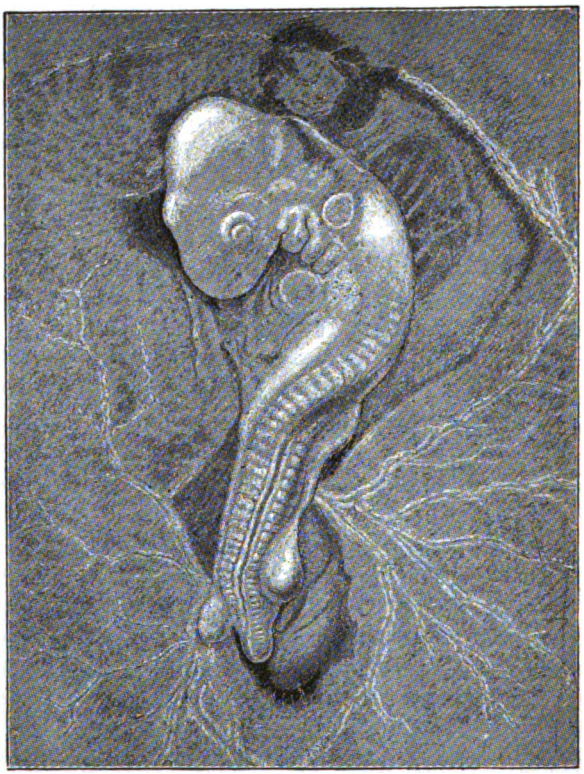


Fig. A. Embryon de poulet de 4 jours opéré à l'âge de 48 heures. Durci à l'acide picro-sulfurique, conservé à l'alcool et dessiné au grossissement de 10 diamètres.

de 24 à 36 heures, l'œuf ouvert après une nouvelle incubation

Digitized by Google

de 2 à 3 jours se trouva renfermer un embryon affecté d'une hétérotaxie complète (Pl. I, fig. 3). Il nous est même arrivé d'obtenir ainsi des embryons parfaitement bien venus et ne présentant aucune autre anomalie que l'inversion, c'est-à-dire la tête couchée à droite et le cœur saillant à gauche (Pl. III). Dans d'autres cas, où l'embryon avait atteint l'âge de 48 heures avant de subir l'opération, l'hétérotaxie fut incomplète et semblable à ces cas, décrits par Lombardini sous le nom de « *falso rotamento* » (Voy. fig. A). Divers détails nous montrent dans ce cas que le changement dans le sens de la rotation de l'embryon n'a eu lieu qu'au moment où la rotation normale était déjà commencée, bien qu'elle fût encore insensible à l'œil. Ainsi, le repli longitudinal qui porte les membres antérieur et postérieur du côté droit (fig. A) est évidemment repoussé dans une situation fautive. Le cœur vient bien faire saillie à gauche, mais son aspect n'est pas tout à fait celui d'un cœur à inversion complète. Pour nous rendre un compte exact de la disposition anatomique de l'organe, nous avons divisé l'embryon représenté sur la figure A en une série continue de coupes de 1/50 de mm. d'épaisseur. En même temps et comme point de comparaison nous avons coupé de même un embryon normal de même taille et à peu près de même âge. La comparaison de ces coupes nous apprit que l'inversion du cœur était effectivement incomplète et plus apparente que réelle. L'anse tournait toujours sa convexité vers la droite et l'organe était seulement déplacé dans son entier par suite du déplacement de la tête de l'embryon.

Il découle pour nous de ces faits que l'inversion de la tête et celle du cœur ne sont pas, comme le pense Dareste, la conséquence l'un de l'autre, mais bien plutôt deux faits parallèles et dus à des causes analogues. Ces causes sont un développement inégalement rapide des deux moitiés de l'embryon; et nous pensons, contrairement à l'opinion de Dareste, que le développement prédominant se trouve normalement à gauche. L'action de l'échauffement excessif par le thermocautère est bien évidente. Chez les embryons de 24 heures qui sont encore extrêmement petits, tout le flanc gauche, y compris les blastèmes encore informes du cœur se sont trouvés affectés, et l'hétérotaxie s'est montrée complète. Chez l'embryon de 48 heures, le cœur en forme d'Y renversé est déjà placé sous la tête et échappe ainsi à l'action du cautère. Aussi l'inversion ne s'adresse-t-elle en réa-

Digitized by Google

lité qu'à la tête, tandis que le cœur est seulement repoussé de côté.

Ces faits sont pour nous une démonstration frappante de la justesse de notre hypothèse.

Les recherches dont vous venons d'exposer les principaux résultats, ont été faites dans le laboratoire d'embryogénie de l'Université de Genève.

Digitized by Google

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. LITTRE, Histoire de l'Académie des sciences de Paris, p. 16, 1709-1815.

II. BEGUELIN, Mémoire sur l'art de couver les œufs ouverts. Histoire de l'Académie de Berlin, p. 71, 1749.

III. MECKEL, De duplicitate monstrosa commentarius, p. 54.

IV. PANDER, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Huehnchens im Eye, p. 36, 1817.

V. PREVOST et DUMAS, Mémoire sur le développement du poulet dans l'œuf. *Ann. des sc. nat.*, 1re série, t. XII, p. 417, 1827.

VI. L. AGASSIZ, Embryology of the Turtle, in *Contributions to the nat. hist. of the United States*, t. II, p. 513, 1857.

VII. LIHARZIK, Das Gesetz des menschlichen Wachsthums, etc. Wien, 1858.

VIII. P.-L. PANUM, Untersuchungen ueber die Entstehung der Missbildungen zum. i. d. Eiern d. Vœgel. 1 vol. 8°. Berlin, 1860.

IX. SCHROHE, Untersuchungen über den Einfluss mechanischer Verletzungen auf die Entwickelung des Embryo, Dissert. Giessen, 1862.

X. DARESTE, Sur certaines conditions de la production du nanisme. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. L, p. 1214, 1865.

XI. C. DARESTE, Mode de production de l'inversion des viscères, et Rech. sur la dualité primitive du cœur. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. LX, p. 746, et t. LXIII, p 608, 1865 et 1866.

XII. LOMBARDINI, Intorno alla genesi delle forme organiche irregolare negli Uccelli et nei Batrachidi. Pise, 1868.

XIII. SCYMKIEWICZ, Beitrag zu der Lehre von den künstlichen Missbildungen am Hühnerei. *Wiener Sitzungsber.*, Bd. 72, p. 139, 1875.

XIV. V. HENSEN, Beob. ueb. d Befr. u. Entwick. des Kaninchens u. Meerschweinchens. *Zeitschr. f. Anat. u. Entw.*, t. I, 1876.

XV. E. GASSER, Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. *Arch. für mikrosk. Anat.* Bd. XIV, p. 459, 1877.

XVI. C. DARESTE, Recherches sur la production artificielle des monstruosités. 1 vol. 8°. Paris, 1877.

XVII. A. KÖLLIKER, Entwickelungsgeschichte des Menschen. 1 vol. 8°. Leipzig, 1879.

XVIII. A. LEBEDOFF, Ueber d. Entst. d. Anencephalie u. Spina bifida b. Vœgeln u. Menschen. *Virch. Arch. f. pathol. Anat.* Bd. 86, p. 263, 1881.

XIX. C. DARESTE, Sur une anomalie de l'œil, et Rech. s. la prod. d. monstres par les secousses, etc. *Comptes rendus Acad. sc.*, t. XCV, p. 44, et t. XCVI, p. 511, 1882 et 1883.

XX. L. GERLACH, Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen, 1 vol. Stuttgart, 1882.

XXI. GERLACH und KOCH, Ueber die Production von Zwergbildungen im Hühnerei auf experimentelem Wege. *Biol. Centr. Bl.*, Bd. 2, p. 681. Janvier 1883.

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR LA

FAMILLE DES TINTINNODEA

PAR

le Dr HERMANN FOL
Professeur à l'Université de Genève.

Avec les planches IV et V.

Dans toute la classe encore si mal connue des infusoires, il n'est peut-être pas de groupe dont la structure, la classification et la synonymie soient aussi obscures que celles de la famille des Tintinnus.

C'est que la plupart des auteurs ont jeté pêle-mêle dans cette famille des formes très diverses, caractérisées d'une manière tellement insuffisante que l'on ne sait que faire de types aussi problématiques. Il est même arrivé que certains naturalistes ont pris, pour des Tintinnus, des infusoires qui semblent appartenir à des groupes tout différents. Ne connaissant pas les véritables représentants de cette famille, ils ont pris pour tels les formes étrangères qu'ils connaissaient, et partant de ce quiproquo, ils ont inutilement bouleversé le diagnostic de tout le groupe.

Mes observations ont été faites à Villefranche-sur-Mer, dans le laboratoire que j'avais installé dans cette localité,

Digitized by Google

et y ont été poursuivies pendant les hivers 1879-80 et 1880-81. J'ai déjà exposé les principaux résultats de ces recherches, dans deux articles qui ont paru dans les *Archives des sciences* de Genève, et me propose de coordonner et de résumer ces résultats.

MÉTHODE

Les Tintinnodées sont très abondantes dans la rade de Villefranche, mais appartiennent toutes à un petit nombre d'espèces que je décrirai plus loin.

Leur récolte en mer est chose facile. Il n'y a pas à craindre d'endommager ces infusoires au moment de la capture, car leur coquille, dans laquelle ils se retirent au moindre signe de danger, les protège suffisamment. Ils sont assez robustes et nagent gaiement dans les bocaux, plusieurs heures après la pêche, au moment où beaucoup d'animaux délicats sont déjà morts ou défigurés. Ce n'est toutefois pas à la surface de la mer, ni sous un beau soleil, qu'on les trouve en plus grande abondance. Par des temps gris, ils montent plus volontiers à la surface que par un temps clair et, de jour, on les trouve surtout à une profondeur de quelques brasses.

Je me suis servi, pour cette pêche, d'une coiffe en mousseline fine, de forme conique, portée sur un anneau de 50 centimètres environ de diamètre. Le fond de la coiffe présente une ouverture rétrécie, comme celle d'une nasse, qui s'ouvre au milieu d'une coiffe beaucoup plus petite, faite de toile à bluter en soie, à mailles très fines. Cette dernière est portée sur un anneau, équilibré par un morceau de liège. Cette coiffe, en gaze de soie, n'endommage nullement les animaux et elle en prend au moins deux fois autant que le bocal de verre que

Digitized by Google

quelques naturalistes lui substituent. Il est facile, en effet, de comprendre que les parois imperméables du bocal forcent l'eau à tourner dans son intérieur et causent des remous qui entraînent au dehors une notable proportion des animaux capturés.

Dans les sciences naturelles, la méthode joue un rôle capital, mais elle n'a nulle part une importance plus grande que dans les recherches microscopiques; ici, l'habileté du chercheur consiste bien moins dans une perspicacité particulière que dans l'art de mettre en évidence les points qu'il désire connaître. Avec des animaux aussi agiles et aussi difficiles à observer vivants sous un fort grossissement, il est de toute importance d'avoir un procédé qui permette de les fixer instantanément dans leur attitude naturelle, avant qu'ils aient eu le temps de se retirer dans leur coquille, et qui conserve fidèlement les détails de leur structure.

J'ai essayé les divers réactifs les plus en vogue, sans atteindre mon but. Avec l'acide osmique à faible dose, je ne réussissais pas à conserver les cils du péristome et, avec une forte dose, le corps devenait absolument opaque; des deux manières, il y avait toujours une forte contraction. L'acide acétique, l'acide chromique, l'acide picrosulfurique ne me donnaient qu'une fixation trop lente, en sorte que l'animal mourait ramassé au fond de sa coquille. Enfin j'ai réussi avec un réactif qui n'est pas employé en histologie, le perchlorure de fer; par ce moyen, j'ai obtenu un assez grand nombre d'exemplaires de diverses espèces, fixés en état de pleine expansion. Ces sujets, lavés à l'alcool et traités par l'acide gallique, présentent une coloration brune qui se localise surtout sur les noyaux et les rend très visibles; les autres parties de l'animal prennent une teinte brun clair qui les rend faciles à voir.

Digitized by Google

Les sujets ainsi traités peuvent être inclus dans du baume de Canada, ce qui donne des préparations permanentes, mais ils sont bien plus nets et plus instructifs conservés simplement dans de la glycérine.

En traitant de la manière indiquée tout le produit d'une pêche, on peut ensuite, une fois de retour chez soi, y chercher à loisir les infusoires dont un nombre plus ou moins considérable se trouvera fixé dans l'état de pleine extension du corps et du péristome, avec les cils et les palettes vibratiles conservés à la perfection.

STRUCTURE

La coquille de nos animaux est composée d'une matière dure, légèrement élastique, mais se brisant dès que la pression augmente un peu. Cette substance résiste aux acides, même assez concentrés, et ne présente aucun dégagement de gaz; ce n'est donc pas un carbonate terreux. Elle brûle entièrement à la chaleur rouge-sombre; ce n'est donc pas de la silice. Elle résiste assez longtemps aux alcalis même assez concentrés; ce n'est donc pas une substance cornée. L'iode et l'acide sulfurique ne la colorent pas; ce n'est donc pas de la tunicine. Reste la chitine, à laquelle nous sommes amenés par la méthode d'exclusion.

Renvoyant la description des diverses formes observées jusqu'au moment où nous parlerons des caractères des genres et des espèces, je me borne à remarquer que la coquille présente le plus souvent deux couches distinctes, mais, selon toute apparence, de même composition chimique. Toutes les coquilles observées jusqu'à ce jour par divers auteurs et par moi-même se rapportent à trois types qui semblent au premier abord très tranchés, à

Digitized by Google

savoir : les coquilles lisses, les coquilles garnies de particules étrangères accolées, et les coquilles en grillage. Toutefois il se trouve des espèces qui établissent la transition entre les coquilles lisses et celles en grillage. Mais il n'en est pas moins vrai que la structure de la coquille est assez complexe chez certaines formes, et qu'elle présente plus de différences d'une forme à l'autre qu'on ne le croirait à première vue.

Ce sont surtout les coquilles légèrement teintées par l'acide gallique et montées dans le baume ou dans la glycérine, qui sont instructives. En comprimant un peu la coquille, on obtient, sur les bords, des coupes optiques parfaitement nettes.

Examinée dans ces conditions, sous une bonne lentille à immersion homogène, la coquille des *Tintinnus* se montre composée de deux couches bien distinctes, ainsi que je l'ai précédemment indiqué (XII, p. 12) ; mais, ce que je n'avais pas vu sur les préparations fraîches, c'est que ces couches sont symétriquement placées l'une à la face interne, l'autre à la face externe et séparées par un vide (Pl. V, fig. 7). La substance de la coquille, brunie par l'acide gallique, laisse voir très nettement ces deux couches parallèles, sensiblement de même épaisseur dans toute leur étendue. Chez *Tintinnus ampulla*, cette épaisseur est de 0,8 μ. L'espace qui sépare les deux lames est un peu plus mince que les lames elles-mêmes et se trouve divisé par une quantité de petites cloisons secondaires qui vont d'une lame à l'autre. La disposition de ces lames varie d'une espèce à l'autre et produit le dessin qui caractérise la coquille de chaque espèce. Au bord libre de la coquille, les deux lames se rejoignent en se recourbant et n'en font qu'une.

Chez le genre *Cyttarocylis*, la disposition est en somme la même, mais les lames sont plus écartées, les cloisons

Digitized by Google

moins nombreuses et plus fortes, laissant des espaces alvéolaires plus apparents (Pl. V, fig. 10).

Dictyocysta présente, outre ces alvéoles, des perforations de toute la paroi.

Enfin chez *Coniocylis*, que je crois maintenant pouvoir réunir au genre *Codonella*, la paroi est simple, d'épaisseur variable et irrégulière, et de plus, incrustée de corps étrangers.

Il n'y a donc de différences profondes qu'entre les coquilles agglutinantes, à parois massives, et les coquilles à parois doubles reliées par de petites cloisons. Ces dernières ne diffèrent les unes des autres que par le nombre et la disposition des cloisons, mais la structure fondamentale reste la même. J'avais d'abord (XII, p. 18 et 22) décrit les coquilles alvéolées comme formées d'une sorte de treillis, clos d'un seul côté par une membrane continue. Cette donnée doit être rectifiée en ce sens que les alvéoles sont fermées de toutes parts et comprises entre deux membranes continues.

Le corps (voyez Pl. IV, fig. 2 et 4) est en somme conique, terminé en haut par un disque large et se prolonge inférieurement en un appendice contractile, plus ou moins long suivant les espèces. Si énergiques que soient les contractions de cette sorte de pédoncule, il ne présente cependant pas cette striure longitudinale qui caractérise le pédoncule des Vorticelles. Claparède et Lachmann (VII, p. 195) ont fort bien reconnu ce fait qui contribue à établir la distinction entre les *Tintinnus* et les Vorticelles. Stein a observé que, lorsque l'animal se détache de sa coquille, le pédoncule rentre dans le corps et se confond avec lui, preuve qu'il se compose de sarcode sans différenciation spéciale.

Le sarcode du corps semble simplement granuleux, sans organisation et, en particulier, j'y ai vainement

Digitized by Google

cherché des indices de striation ou des couches de myoplasma.

Nucléus. Les animaux, conservés par la méthode que j'ai indiquée, montrent clairement divers détails de structure qui m'avaient échappé sur les animaux traités par les méthodes usuelles. Le noyau prend dans l'acide gallique une teinte brun foncé qui permet de le distinguer à première vue. Chez *Tintinnus ampulla* et *T. spiralis*, les deux seules espèces du genre que j'aie rencontrées cette fois-ci, je n'ai jamais vu qu'un seul noyau, assez gros et placé soit vers le milieu du corps, soit plus en arrière et près du pédoncule. J'ai rencontré aussi dans mes préparations beaucoup d'individus chez lesquels je n'ai pu découvrir aucun élément de ce genre; il est si facile à voir, lorsqu'il existe, que j'incline à croire, qu'à certaines phases de l'existence, il est réellement absent ou profondément modifié. Chez *Tintinnus ampulla*, le noyau est ovale et mesure jusqu'à 50 μ dans son plus grand diamètre (voyez Pl. V, fig. 7). Il est formé d'une couche superficielle épaisse, qui reste homogène dans les réactifs employés (perchlorure de fer, alcool et acide gallique) et prend une teinte brune uniforme. Je n'ai pu découvrir une membrane distincte à sa surface. Cette couche entoure une cavité arrondie de 28 μ de diamètre, remplie en majeure partie d'une substance granuleuse; on y distingue des grains relativement gros qui se colorent en brun très foncé et sont englobés dans une masse irrégulière finement ponctuée.

Je n'ai pas retrouvé cette structure dans les noyaux des autres espèces, mais je ne prétends pas pour cela qu'il s'agisse d'un caractère spécifique; j'inclinerais plutôt à croire que cet état du noyau répond à l'une des phases de l'existence de nos animaux. Je regrette vivement de n'avoir pas rencontré cette fois des individus conjugués;

Digitized by Google

convenablement préparés, ils nous auraient fourni des renseignements précieux sur le rôle des noyaux pendant cet acte.

Parfois, j'ai cru distinguer une vacuole contractile dans la région inférieure du corps (fig. 4). Mais comment arriver à une certitude chez des animaux qui nagent et tournent sur eux-mêmes avec une telle rapidité, et ne s'arrêtent que lorsqu'ils se contractent en un amas informe ?

L'extrémité discoïdale supérieure ou *péristome* se place, dans l'état de parfaite extension de l'animal, un peu obliquement par rapport à l'orifice de la coquille. Cette position et les longs cils qui le garnissent lui donnent une grande ressemblance avec le disque des Vorticelles. Cependant cette similitude n'est qu'apparente, ainsi que Claparède et Lachmann l'ont fort bien remarqué. En effet, la bouche, au lieu d'être placée sur le bord externe du disque, comme chez les Vorticelles, se trouve à son intérieur et même souvent assez près de son centre. Le disque lui-même, au lieu d'être plat ou légèrement bombé, comme c'est le cas des Vorticellines, est creusé en soucoupe, et au lieu d'une rangée unique de cils vibratiles, implantés autour du bord du disque, nous trouvons ici de nombreuses rangées formées de cils et de palettes qui couvrent la majeure partie de cette surface.

Tout le bord du disque est occupé par de puissants organes moteurs qui battent l'eau vigoureusement et donnent à l'animal un mouvement de translation rectiligne excessivement rapide. Tous les auteurs parlent de cette natation effrénée, de la vitesse avec laquelle l'animal traverse le champ de l'objectif, et s'en font une excuse pour ce que leurs descriptions renferment d'incomplet.

J'ai parlé d'un mouvement rectiligne; c'est ainsi, en effet, que les animaux nagent d'habitude, mais ils peuvent

Digitized by Google

fort bien dévier de la ligne droite lorsqu'il s'agit d'éviter un obstacle. De plus, l'animal ne cesse de tourner sur lui-même pendant sa course, qui est donc comparable à celle d'une balle de carabine.

Il est excessivement difficile de se rendre compte de la disposition de ces organes moteurs par l'observation des animaux vivants. Le mouvement qu'ils impriment à l'animal l'empêchent de rester deux instants de suite au foyer de l'objectif assez puissant qu'on est obligé d'employer. Les images que l'on voit ne sont que des échappées fugitives sur un ensemble complexe, saisi d'un mouvement tumultueux. Ajoutons que, le plus souvent, l'animal se retire brusquement au fond de sa coquille et replie son péristome, au moment même où, après de longs efforts, on s'attendait enfin à obtenir une de ces échappées. J'ai réussi néanmoins à me rendre compte de la disposition générale des parties, en m'adressant à des individus en copulation et gênés dans leurs mouvements. Mais certains détails importants m'ont échappé jusqu'au moment où j'ai trouvé moyen de fixer ces structures par des réactifs appropriés.

Grâce à des préparations parfaites sous le rapport de la fixation et de la conservation, j'ai pu examiner la couronne vibratile tout à mon aise et sous les plus forts grossissements. Les résultats obtenus diffèrent notablement de ceux que m'avait fournis l'examen si laborieux des animaux vivants.

Les organes moteurs sont disposés suivant des lignes parallèles toutes courbées dans le même sens (Pl. IV, fig. 3) et se dirigeant du bord du disque ou péristome vers la bouche. Chez une des espèces, j'ai compté vingt-quatre de ces rangées. La bouche occupant une position excentrique, les rangées qui partent du bord le plus rapproché de cet orifice se trouvent naturellement beaucoup plus

Digitized by Google

courtes que celles qui partent du bord le plus éloigné (Pl. IV, fig. 2 et 3); les autres sont d'une longueur intermédiaire. Il n'y a cependant qu'un petit nombre de lignes ciliaires qui atteignent réellement l'entrée de la bouche et ce sont précisément les plus courtes. Les autres s'arrêtent de manière à laisser à nu toute la partie centrale du disque (Pl. IV, fig. 3).

Toutes les rangées dont je viens de parler sont formées de palettes et de cils vibratiles, chaque rangée comprenant une palette et un nombre variable de cils. Leur longueur va en décroissant d'une manière régulière depuis le bord du péristome jusqu'à l'extrémité interne de la rangée, formée de cils courts et minces (Pl. IV, fig. 2 et 3). Les rangées les plus courtes, qui occupent le bord buccal, sont aussi celles dont les organes vibratiles sont en moyenne les plus courts.

Revenons maintenant aux palettes pour nous rendre compte de la relation qu'elles peuvent présenter avec les cils du disque. Et tout d'abord, si nous examinons attentivement le bord du péristome vu par la face supérieure, en faisant abstraction des organes vibratiles qui le garnissent, nous remarquerons que ce bord n'est pas simplement arrondi, mais bien plutôt dentelé. Les dents ressemblent à celles d'une scie circulaire, c'est-à-dire que chaque dent est limitée par deux lignes, dont l'une très longue est à peu près tangente à la circonférence, tandis que l'autre, courte, suit presque la direction d'un rayon. Inutile de dire que toutes les dents sont dirigées dans un même sens. Or, ce sens est précisément celui vers lequel dévient les rangées de cils gros et courts et chacune des rangées correspond à l'une des dentelures du bord, de telle façon qu'elle vient aboutir à la base, du côté le plus long de la dentelure, celui qui est tangent au bord du disque.

Digitized by Google

Cette disposition une fois comprise, il est bien facile de constater que les palettes sont implantées sur le bord le plus allongé de chaque dentelure. Elles ne forment donc pas une ligne continue circulaire ni spirale, mais une ligne brisée dont les tronçons ne sont que la simple continuation des rangées des cils courts. En d'autres termes, tous les cils, quels qu'ils soient, qui garnissent le disque, sont implantés suivant une vingtaine de lignes spirales parallèles. Chaque rangée commence tangentiellement au bord du disque par une palette, puis se courbe vers le centre en portant des cils épais et courts, qui diminuent graduellement de la périphérie vers le centre. La partie externe de chaque ligne vibratile est donc constituée par des lamelles vibratiles assez larges. Ces lamelles sont déchiquetées au bord libre et séparées en filaments ; elles ondulent chez l'animal vivant, de manière à donner exactement la même image qu'une rangée de cils qui battent les uns à la suite des autres. Cet aspect, ainsi que l'existence de cils isolés se détachant du bord de la lamelle m'a d'abord induit en erreur, erreur d'autant plus excusable que les lamelles n'occupent que le bord du disque et qu'une rangée de cils de plus en plus courts se trouve sur l'alignement de chaque palette.

Ces palettes ondulantes prennent dans le perchlorure de fer et l'acide gallique des contours si nets que, sans l'observation du vivant, on croirait avoir affaire à des produits cuticulaires (Pl. V, fig. 7). La largeur des palettes est du reste très variable suivant les genres et les espèces, et j'ai remarqué que, lorsque les palettes sont étroites, plusieurs grands cils vibratiles sont placés en rangée à leur suite. Il serait donc fort possible que les palettes dussent être considérées comme correspondant à une rangée de cils soudés entre eux. Elles ne sont rigides dans aucune de leurs parties, mais absolument protoplasmiques et contractiles dans toute leur étendue.

Digitized by Google

Déjà Hæckel (IX, p. 564 et fig. 8-11) décrit son genre *Codonella* comme possédant de semblables organes vibratiles; mais il les représente comme des lambeaux irréguliers disposés sur le bord d'une membrane. J'ai observé maintenant une forme très probablement identique à celle qu'a décrite ce zoologiste distingué et je crois pouvoir affirmer que son interprétation n'est pas juste. Chez cet animal, les lamelles vibratiles sont étroites, mais elles ont la même disposition générale que chez les autres Tintinnodées et sont placées sur des lignes contournées en portions de spire. Leurs bords latéraux sont presque droits et leur bord externe est divisé en cils. Un petit nombre de cils indépendants complète la ligne spirale commencée par chacune des palettes ondulantes. Il n'y a donc rien dans la structure de la couronne vibratile des *Codonella* qui justifie leur séparation en une famille distincte des autres Tintinnodées. Du reste ces palettes sont bien plus larges et plus apparentes chez *Cyttarocylis cassis* que chez *Codonella*. Hæckel représente cette espèce comme ne possédant que deux rangées de cils en tout; s'il avait vu les palettes, comme il a vu celles, beaucoup plus petites, des *Codonella*, il n'aurait certes pas placé ces animaux dans des familles distinctes.

J'avais déjà terminé mon étude de l'anatomie de ces infusoires et en particulier de leur couronne vibratile, lorsque le hasard me fit rencontrer un article du docteur V. Sterki (XI), article antérieur à mon premier travail, mais qui m'était resté complètement inconnu. J'eus le plaisir d'y trouver une description tout à fait conforme à mes idées rectifiées sur la structure de la couronne ciliaire. C'est donc à Sterki qu'appartient la priorité la plus incontestable sur ce point, car la description de Hæckel ne saurait être considérée comme suffisamment exacte.

Digitized by Google

La description de Sterki est encore intéressante, en ce qu'elle nous fait connaître une forme d'eau douce, dont la structure est la même que celle des espèces marines et qui nous montre que la famille des Tintinnodées n'est point limitée aux eaux salées. Ce fait nous aidera à juger les données de Stein (VIII) et surtout certains synonymes qui ont été bien inutilement introduits (XIII).

Comme je l'ai déjà dit, les lignes vibratiles comprennent à la fois des palettes et des cils indépendants. Ces cils sont placés les uns en dedans, les autres en dehors des palettes; la palette se trouvant au sommet du rebord du péristome, les cils se trouvent implantés en contrebas. Ceux qui sont en dehors du péristome sont généralement forts et presque aussi longs que les palettes. Je n'ai jamais trouvé qu'une seule couronne de cils dans cette situation; c'est celle que Hæckel a représentée chez sa *Codonella* (fig. 8), mais en leur donnant une longueur exagérée. D'après Sterki (XI) le *Tintinnus semiciliatus* des eaux douces aurait plusieurs couronnes de cils dans cette position, descendant assez bas sur les côtés du corps. Les cils placés à l'intérieur du péristome sont courts et épais, d'autant plus courts qu'ils se rapprochent davantage du milieu du disque.

Je n'ai pu découvrir, chez aucune des espèces que j'ai observées, la toison de cils fins qui recouvrirait la face externe du corps de diverses espèces, d'après Claparède et Lachmann et d'après Hæckel. Je crois avoir retrouvé *les deux mêmes espèces* auxquelles ce dernier attribue ces cils dans son texte et sur ses dessins et je me suis assuré que *ces cils n'existent pas.*

L'entrée de la bouche rencontre obliquement la surface du disque, le pharynx se dirigeant vers la gauche tout en se rétrécissant lentement (Pl. IV, fig. 2 et 3). En regardant l'animal de profil (fig. 2), il est facile de

Digitized by Google

voir que le pharynx est logé dans une saillie latérale, en forme de poche, du corps de l'infusoire. Cette saillie est plus marquée chez certaines espèces et devient frappante chez des individus maigres, lorsqu'ils se présentent exactement de profil (Pl. IV, fig. 2). On voit alors qu'un certain nombre de rangées ciliaires du disque, celles sans doute qui partent du bord du péristome le plus rapproché de la bouche, descendent dans le pharynx et y constituent une série de lignes parallèles presque droites et composées de cils extrêmement fins.

Le bord même de la bouche est garni de cils assez gros et longs, qui battent avec énergie; mais je n'ai pu réussir à me rendre un compte exact de la relation qui peut exister entre ces cils et les rangées que je viens de décrire au long.

Claparède et Lachmann (VII, p. 192) indiquent comme caractère général des Tintinnodea que ces animaux sont ciliés sur tout leur pourtour et que le péristome porte des cirrhes vigoureux formant plusieurs rangées concentriques. Nous venons de voir que le tapis ciliaire général manque à beaucoup d'espèces et que les cils du péristome présentent une disposition bien différente de celle que ces auteurs ont indiquée.

Stein, qui est préoccupé avant tout de la parenté qu'il attribue aux *Tintinnus* avec les Vorticelles, déclare que le péristome ne porte de cils qu'à son bord, à savoir une seule rangée qui descend dans la bouche et représente de la sorte une spirale dextrogyre. Je crois sans peine que Stein a eu sous les yeux un infusoire ainsi organisé; mais cet animal n'était certainement pas un *Tintinnus* et appartenait peut-être à quelque groupe voisin des Vorticelles. Une autre forme marine, observée sans coquille, mais que cet auteur considère à tort ou à raison comme légitime propriétaire de certaines coquilles vides trouvées

Digitized by Google

dans le produit de la même pêche, une autre forme, dis-je, est écrite comme portant au bord du péristome une rangée externe de cils longs et une seule rangée interne de cils de moitié plus courts. Il est difficile de savoir si l'auteur a eu affaire à un *Tintinnus* dont il ne donnerait qu'une description incomplète ou à tout autre genre d'infusoires. En tous cas les observations de Stein ont été moins heureuses que celles de Claparède et Lachmann, auxquels cet auteur adresse des critiques aussi sévères que peu méritées.

Si l'on regarde attentivement la surface du disque, dans le voisinage de la bouche, on y remarque une légère saillie en forme de croissant qui domine le côté où le bord de l'orifice forme un angle aigu (Pl. IV, fig. 3). Faut-il rapprocher cette saillie à contours à peine marqués, qui n'est visible que dans certains mouvements de l'animal, de cette partie que Stein décrit chez ses soi-disant *Tintinnus* sous le nom de front et compare au disque des Vorticelles? Je l'ignore, mais il est certain que la légère boursouflure de nos *Tintinnus* n'a aucun rapport, même éloigné avec le disque des Vorticellines.

Chez certaines espèces et à certains moments, cette région centrale du disque exécute des mouvements de va-et-vient très énergiques. Ces expansions et contractions alternatives ont été remarquées par la plupart des auteurs qui traitent de nos animaux, et ont été comparées au mouvement d'un piston de pompe. Je dois dire cependant que la chose ne s'observe que par moments, surtout chez les Codonella, et que les Tintinnus proprement dits ne montrent pour la plupart que de légères ondulations à peine perceptibles.

Je n'ai pas réussi à mettre en évidence d'une manière satisfaisante une structure que d'autres espèces m'ont présentée. Il s'agit d'une membrane qui part du corps

Digitized by Google

de l'animal, s'insérant un peu au-dessous du péristome et qui va d'autre part s'attacher à la coquille suivant une ligne circulaire qui occupe à peu près le tiers supérieur de celle-là. Je ne conclus à l'existence de cette membrane que d'après quelques images fournies par des animaux traités par des réactifs et chez lesquels, du reste, cette structure n'est que rarement conservée; je ne possède qu'une seule observation faite sur le vivant, à savoir sur la *Codonella galea*. Toutefois je me hâte d'ajouter que les images ne m'ont pas paru suffisamment nettes pour statuer d'une manière définitive, et c'est un point que je ne mentionne que pour le signaler à l'attention des chercheurs. Il m'a semblé que cette membrane est assez ample pour permettre l'extension complète de l'animal, et qu'à l'état de rétraction de ce dernier, elle se plisse à la manière d'une blague à tabac en caoutchouc, fermant ainsi complètement l'accès à la partie interne de la coquille (voyez Pl. V, fig. 14).

Chez *Codonella ventricosa* (Pl. V, fig. 12), le bord libre de la coquille se prolonge en une portion flexible, membraneuse, qui s'ouvre, à l'état d'extension, à la manière d'un col droit, tandis qu'elle se referme complètement lorsque l'animal se retire dans le fond de sa coquille, formant un diaphragme devant l'ouverture de cette dernière. Le mécanisme par lequel l'animal, en se rétractant, produirait cette occlusion ne peut se comprendre que si l'on admet l'existence d'une membrane mince partant de ce rebord flexible pour s'attacher autour du péristome. Je n'ai pas vu cette membrane, mais son existence me paraît probable pour les raisons indiquées et par analogie avec les espèces dont la coquille, plus transparente, m'a permis de voir une membrane dans l'endroit indiqué.

Chez *Cyttarocylis cistellula*, le bord de la coquille des exemplaires adultes est également occupé par un prolon-

Digitized by Google

gement moins flexible que celui de *Codonella ventricosa*, et qui est généralement incliné de dehors en dedans (Pl. V, fig. 8). Il ne semble pas que ce rebord puisse se fermer complètement et il n'agirait donc qu'à la façon d'un diaphragme partiel.

MŒURS ET REPRODUCTION

Les Tintinnodées, je ne parle ici que des formes marines, sont des animaux essentiellement pélagiques. Ils ne viennent près des côtes que malgré eux, entraînés par les courants. Comme je l'ai déjà dit ci-dessus, ils aiment les eaux pures et le demi-jour. Par un beau soleil, c'est à la profondeur de quelques brasses qu'il faut les aller chercher.

Leur natation est rapide et adroite ; ils savent fort bien éviter les obstacles. Au moindre signe de danger, ils se retirent au fond de leur coquille, brusquement, d'un seul coup. L'extension est plus graduelle, mais moins lente que celle d'un stentor, par exemple.

La couronne vibratile du péristome est disposée de telle façon que la préhension de la nourriture a lieu en même temps que la locomotion. Ils se nourrissent de ces détritus organiques qui abondent dans la mer, et d'organismes végétaux et animaux encore plus petits qu'eux-mêmes.

Malgré toutes mes recherches, je n'ai pas réussi à observer la reproduction de ces animaux. En revanche, j'ai observé très souvent l'acte initial de la reproduction sexuelle des infusoires, à savoir la conjonction. L'on sait que les infusoires, arrivés à un certain point de leur cycle évolutif, se réunissent deux à deux et se soudent d'une manière plus ou moins intime. Les noyaux des deux indi-

Digitized by Google

vidus copulés se soudent aussi et paraissent échanger une partie de leur substance. Après cet acte qui correspond dans ses traits essentiels à la fécondation des Métazoaires, les deux individus se détachent et chacun se reproduit par un phénomène de scissiparité totale ou partielle.

Chez les *Tintinnus*, la présence de la coquille n'est pas un obstacle à la copulation. Les individus ne quittent pas leur coquille pour se réunir; ils se soudent par le bord du péristome. Le point de soudure est absolument constant; il est placé dans le voisinage de la bouche, mais un peu à gauche de cette dernière, en sorte que deux individus en conjugation forment toujours une figure parfaitement symétrique (voy. Pl. IV, fig. 3). La soudure est assez étendue, très intime et dure plusieurs heures. Pendant ce temps, les individus copulés ne peuvent pas rentrer dans leur coquille; ils sont condamnés à rester dans l'état d'extension, et, bien que leur natation soit presque aussi rapide que celle des individus isolés, cette circonstance n'en est pas moins favorable à l'étude de la disposition des cils vibratiles du disque.

Chez les espèces que j'ai observées, les individus étaient toujours tous de même grandeur. Les coquilles étaient identiques et aucune ne présentait des lignes de croissance. Il faut donc que l'individu ait atteint à peu près sa taille définitive au moment où il sécrète son enveloppe. C'est un renseignement qui pourra être utile à ceux qui s'occuperont de la reproduction de nos infusoires.

On sait que certaines formes qui paraissent utiles dans la lutte pour l'existence, sont souvent réalisées par des animaux et par des moyens très divers, bien que le résultat final puisse être très semblable au point de vue physiologique. L'ichthyosaure et le cachalot, le ptérodactyle, l'oiseau et la chauve-souris, sont des exemples frappants de cette convergence des caractères par l'adaptation.

Digitized by Google

Parmi les animaux marins, j'ai montré [1] que le *Doliolum* de la seconde génération, avec ses deux sortes de bourgeons, se comporte comme une siphonophore, le zoécium étant formé d'un individu locomoteur comparable aux cloches d'une *Diphyes*, et d'individus mangeurs on gastérozoïdes qui nourrissent toute la colonie.

Une autre de ces formes très fréquentes est celle d'animaux pélagiques très élancés, mus par des palettes ou des cils placés au milieu de leur longueur. Les larves, de la forme zoea, de certains crustacés décapodes, sont un exemple bien connu de cette forme animale, que l'on peut fort bien comparer à ces yoles qui servent aux régates à l'aviron. La grande longueur ne nuit pas à la rapidité de la natation, — au contraire, — mais elle rend très difficile tout déplacement qui n'a pas lieu dans le sens de l'axe longitudinal. Aussi, les animaux qui ont cette forme extérieure ont-ils une faculté qui supplée à celle qui leur manque de pouvoir se retourner; ils ont la faculté de nager à reculons aussi vite et aussi facilement qu'en avant, et de plus ils peuvent changer instantanément le sens de leur course. Les longs prolongements dont ils sont munis, en venant buter contre les corps étrangers, avertissent l'animal du danger et lui permettent d'opérer encore en temps utile une retraite précipitée. Cette forme singulière est réalisée non seulement par les zoeas dont je viens de parler, mais encore par un infusoire nouveau, de la famille des Tintinnodea. En effet, cette curieuse espèce a l'habitude d'appliquer sa coquille latéralement contre les cellules cylindriques d'une algue, munie de longs prolon-

[1] *Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*, Sur la nutrition et la reproduction du genre Doliolum, communication faite en 1875, et Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten, *Morphol. Jahrbuch*, Bd. I, p. 222, 1875.

Digitized by Google

gements qui, bien qu'étrangers à l'animal, paraissent cependant remplir exactement les mêmes fonctions que les prolongements de la carapace des zoeas. En effet, chacune des cellules de cette algue porte un grand prolongement dirigé en avant, un autre dirigé en arrière, et des prolongements latéraux plus courts, entre lesquels l'infusoire fixe sa coquille (voy. Pl. V, fig. 15). Le nombre des cellules d'algue que le Tintinnus transporte avec lui varie de un à quatre.

Les Tintinnus nagent avec l'ouverture de la coquille en avant et n'ont pas du tout l'habitude de se mouvoir en sens inverse; s'ils le font, ce n'est qu'exceptionnellement et pendant un temps très court. Notre espèce, au contraire, nage aussi facilement dans un sens que dans l'autre, et lorsque la pointe antérieure de l'algue vient à rencontrer un corps étranger, l'animalcule se met à fuir à reculons aussi vite qu'il est venu.

Un autre exemple de convergence des types par adaptation, nous est fourni par un infusoire dont je n'ai pu encore rencontrer la description chez aucun auteur, bien que l'espèce ne soit pas rare. Les arborescences de cette Vorticellide planent dans l'eau de mer, et, lorsqu'on vient à les toucher, elles se contractent à la manière d'une méduse, ce qui produit un mouvement de propulsion de toute la colonie.

CLASSIFICATION

Le genre *Tintinnus* a été établi, si je ne me trompe, par Otto-Friedrich Muller (I). Mais cet auteur comprenait, sous ce nom, tout un ensemble hétéroclite de formes diverses, décrites d'une manière très insuffisante. Schrank (II), puis Ehrenberg (III), circonscrivirent ce genre et

Digitized by Google

prirent pour type, ceci est important à noter, une forme marine, le *Tintinnus inquilinus* (Schrank), à laquelle Ehrenberg ajoute une seconde espèce également marine, le *Tintinnus subulatus* (Ehbg).

Dujardin (V) confond à nouveau les *Tintinnus* avec un autre genre, pourtant très différent, avec les *Vaginicola*, et groupe ensemble des animaux, les uns libres, les autres sessiles et sans parenté réelle. Ni cet auteur, ni ses prédécesseurs ne nous donnent des descriptions qui permettent de distinguer avec certitude les animaux dont ils nous parlent, ni surtout de nous faire une idée de leur organisation. Ce n'est que grâce aux figures, très grossières du reste, que l'on a pu retrouver plus tard les espèces qu'ils ont nommées.

Claparède et Lachmann (VII) sont les premiers auteurs qui aient su préciser nos connaissances sur la structure de ces infusoires. Avec raison, ils prennent pour type les espèces marines décrites par Ehrenberg et groupent autour de ces premières espèces toute une série de formes voisines. Ils décrivent fort bien la forme du corps, la forme et la structure du pédoncule; ils relèvent avec une parfaite justesse ce fait important que les Tintinnodées ne possèdent rien de comparable au disque des Vorticelles et que les cils vibratiles forment plusieurs rangées autour du péristome. Là où se trouve le disque des Vorticelles, il n'y a ici « qu'une dépression concave dont le sol va en « se relevant vers le péristome et se confond avec lui. » Claparède et Lachmann attribuent à toutes les Tintinnodées une toison ciliaire couvrant tout le corps de l'animal. Cette assertion est trop générale, car il y a des espèces appartenant indubitablement à ce groupe et dont le corps est absolument glabre. Nos auteurs décrivent une quinzaine d'espèces nouvelles qu'ils font toutes rentrer dans le genre *Tintinnus*, tout en faisant remarquer que la struc-

Digitized by Google

ture des coquilles permettra d'établir une série de coupes génériques. En effet, parmi les espèces qu'ils décrivent, il en est qui ont une coquille gélatineuse, d'autres une coquille agglutinante, d'autres une coquille creusée d'alvéoles à la surface, d'autres enfin une coquille mince et lisse.

D'autre part, Ehrenberg (VI) sépara, des *Tintinnus* proprement dits, un autre genre comprenant trois espèces et caractérisé par une coquille percée à jour en forme de treillis ou de grille. Ce genre reçut le nom de *Dictyocysta* (Ehbg).

Jusque-là tout allait bien. La structure et l'histoire des Tintinnodées était imparfaitement connue, il est vrai, mais au moins l'on ne comprenait sous ce nom que des formes dont la parenté était réelle et dont les caractères étaient reconnus dans leurs traits principaux. — Survint alors Stein (VIII) qui, par une confusion évidente, vint mettre l'incertitude dans toute la caractéristique du groupe. En effet, ce naturaliste rencontre dans les eaux douces un infusoire à test très allongé, tantôt libre tantôt fixé; cet infusoire n'a qu'une seule rangée spirale de cils au péristome, rangée qui vient se terminer dans le pharynx. La surface entourée par le péristome est glabre et peut être élevée et abaissée comme un piston de pompe. Qu'en va conclure notre auteur? Que cet infusoire appartient à quelque genre voisin des Vorticelles, mais essentiellement différent des Tintinnus? Nullement! Stein conclut qu'il a devant lui le véritable type du genre *Tintinnus* dont il établit la parenté en conséquence, mettant en doute une partie au moins des résultats de Claparède et Lachmann. Ne connaissant pas le *Tintinnus fluviatilis*, je ne puis porter aucun jugement sur l'exactitude de la description de Stein, je dois l'admettre telle qu'elle est et dès lors il est évident pour moi que l'illustre connaisseur des infusoires a vu un animal très différent de celui qui sert de

Digitized by Google

type à la famille, un animal qui ne nous intéresse point ici, puisqu'il sort du cadre du présent travail. Les conclusions que Stein en tire quant aux caractères du genre *Tintinnus* portent à faux.

Je précise encore. Les auteurs qui ont précédé Claparède et Lachmann n'ont fait aucune observation sur la disposition des cils qui entourent le péristome. Claparède et Lachmann reconnaissent que le *Tintinnus inquilinus*, type du genre, porte plusieurs rangées de cils autour d'un péristome creux et ils donnent ce caractère non seulement au genre *Tintinnus*, mais encore à la famille des Tintinnodées. Notre genre se trouve et doit rester ainsi caractérisé; il pourra être subdivisé, mais on ne pourra y faire rentrer, comme Stein l'a tenté, ni surtout prendre pour type, des formes dont le péristome présente des caractères totalement différents.

Il est vrai que Stein a observé une forme marine qu'il rapporte au *Tintinnus inquilinus*, avec le corps dépourvu de petits cils vibratiles et, du reste, presque la même organisation que son *Tintinnus fluviatilis*. Comme le péristome n'est pas décrit en détail, et en l'absence complète de toute espèce de figures, il est difficile de juger de la position réelle de ce *Tintinnus inquilinus*. Enfin une troisième espèce dont Stein propose de faire un genre *Tintinnopsis*, était cilié sur toute la surface du corps et présentait au péristome deux rangées de cils vibratiles, une rangée externe composée de cils très longs et une rangée interne de cils de moitié plus courts; la coquille était garnie de grains agglutinés. Toutefois il est bon de noter que Stein n'a observé que des individus dépourvus de coquilles; il les rapporte, il est vrai, à des coquilles vides rencontrées dans le produit de la même pêche, mais le lecteur pourra conserver quelques doutes sur la justesse de ce rapprochement.

Digitized by Google

Enfin Haeckel (IX) décrit et figure diverses formes observées à Lanzarote et à Messine. L'auteur avoue que la vivacité de ces animaux l'a empêché de reconnaître tous les traits de leur organisation. Néanmoins il fait connaître une série de faits très curieux et intéressants. Toutes les formes observées par notre auteur sont rapportées à deux genres, à savoir le genre *Dictyocysta* d'Ehrenberg à coquille perforée et un nouveau genre *Codonella*.

Les *Dictyocysta* sont représentés comme ayant un corps conique, se rétrécissant régulièrement jusqu'au point d'attache qui se trouve au sommet de la coquille, et avec deux rangées de cils au péristome, une rangée externe de gros et longs cils et une rangée interne de cils gros et courts. Par bonheur, la description et la figure se rapportent précisément à l'une des espèces, le *Dictyocysta cassis*, que j'ai eu l'occasion d'observer; les erreurs et les lacunes de la description de Haeckel ne pourront donc servir à former un type fictif comme cela arrive si souvent. Le *Dictyocysta cassis* n'est pas graduellement atténué vers son point d'attache, mais présente un pédoncule bien distinct du corps. Les cils du péristome ne sont pas sur deux rangs, mais forment une série de lignes spiroïdes parallèles, dont chacune commence, au bord du péristome, par une grande lamelle ondulante, pour se continuer en une rangée de cils de plus en plus petits. Enfin, la coquille n'est pas perforée, mais seulement creusée d'alvéoles comprises entre deux cloisons continues.

Les trois autres espèces de *Dictyocysta* décrites par Haeckel ont la coquille percée d'ouvertures beaucoup plus grandes, et il me paraît difficile d'admettre qu'une paroi continue ait pu échapper à l'observation si elle eût existé. J'ai, du reste, retrouvé l'une de ces espèces et j'ai pu m'assurer que les grandes fenêtres sont bien réellement percées à jour. Nous pouvons donc considérer ces espèces

Digitized by Google

comme répondant au caractère donné par Ehrenberg à tout le genre, tandis que le *Dictyocysta cassis* devra être placé ailleurs. En comparant la figure du *Dictyocysta mitra* de Haeckel avec le dessin que J. Müller donne de l'espèce qu'Ehrenberg a nommée *D. elegans*, il m'a semblé que ces deux coquilles sont identiques; le *D. Mitra* Haeckel ne serait donc qu'un synonyme.

Les autres formes observées par Haeckel sont rapportées à un genre nouveau, le genre *Codonella* caractérisé par la présence, au péristome, d'une membrane en forme de collier denté portant une vingtaine d'appendices semblables à de petits lambeaux, dont chacun est relié à une des dents du collier par une partie filiforme. En dehors de cette membrane se trouve une rangée circulaire de longs cils moteurs au nombre d'une vingtaine. Trois espèces ont été observées, dont une avait le corps couvert de petits cils, tandis que les deux autres espèces ont le corps lisse. La coquille présente des bosselures et des stries irrégulières et se trouve recouverte, en partie, de particules silicieuses agglutinées. Haeckel présume que les formes décrites par Claparède et Lachmann, et dont les coquilles ressemblent à celles de ses *Codonella*, appartiennent en réalité à ce genre. Cette opinion me paraît juste, mais à la condition cependant que le genre *Codonella* soit circonscrit et caractérisé tout autrement que ne le fait l'auteur cité.

Haeckel érige les genres *Dictyocysta* et *Codonella* immédiatement en deux familles distinctes des Tintinnodées; c'est aller bien vite en besogne et je crois en particulier que sa famille des Dictyocystides n'a aucune raison d'être. Celle des *Codonella* pourrait mieux se justifier; mais ses caractères différentiels seraient alors tout autres que ceux que Haeckel a invoqués et qui n'ont aucune valeur.

Dans l'état encore si imparfait de nos connaissances

Digitized by Google

de ce groupe, je crois plus prudent de prendre les caractères de la coquille pour base de la classification ; je me crois d'autant plus autorisé à agir ainsi, que les différences dans les caractères anatomiques m'ont paru coïncider avec les coupes qu'on obtient en ne tenant compte que de la coquille.

FAMILLE DES TINTINNODÉES (Clap. et Lachm.)

Coquille en forme de clochette, libre. Animal conique, rétractile, attaché à la coquille par un pédoncule rétractile, sans stries ni couches distinctes. Pourtour du corps glabre et dépourvu de cils vibratiles, dans la grande majorité des cas. Extrémité supérieure tronquée, constituant un péristome discoïde, creusé en soucoupe, muni au milieu d'une partie saillante très mobile, garnie de lamelles ondulantes au bord et de cils courts vers l'intérieur. Les organes vibratiles du péristome, tous arrangés suivant une vingtaine de lignes courbes partant de l'intérieur du disque pour devenir tangentes au bord du péristome. Bouche large, excentrique, pharynx garni par le prolongement de quelques-unes des rangées de cils du disque. Nucléus situé dans la partie moyenne du corps, vésicule contractile vers le milieu du corps, anus près du point d'insertion du pédoncule. Conjugation et formation interne d'embryons observées chez diverses espèces.

1er genre. TINTINNUS (Schrank).

Diagn. emend. — Coquille lisse, ferme, chitineuse, transparente, composée de deux lamelles reliées par des cloisons peu régulières et très rapprochées. Un seul

Digitized by Google

noyau dans la partie postérieure du corps. Lamelles vibratiles du péristome larges et suivies d'un nombre assez grand de cils indépendants. Une couronne de cils en dehors de la couronne des lamelles ondulantes.

Tintinnus ampulla (auct.).

(Pl. IV, fig. 1-3 et Pl. V, fig. 7.)

Coquille ovoïde, terminée postérieurement par une légère saillie en forme de pointe, largement ouverte par en haut où une partie évasée en forme d'entonnoir est superposée à la portion ovoïde. La partie évasée composée de deux zones dont la supérieure est plus évasée que l'inférieure. A la limite entre les deux zones, à la face interne, une légère saillie circulaire découpée en forme d'arcades.

La lame interne de la coquille fait deux replis circulaires à l'endroit où les contours changent de direction. Les lamelles ondulantes sont plus puissantes chez cette espèce que chez aucune de celles que j'ai observées. Les lignes vibratiles sont au nombre de 24. Les cils vibratiles qui sont implantés dans les parois de l'œsophage sont particulièrement puissants et faciles à voir. La coquille mesure $0^{mm},11$ de long sur $0^{mm},1$ de large.

Cette espèce est la plus commune de celles que j'ai trouvées à Villefranche-sur-Mer. J'en ai vu des centaines dans le produit de mes pêches.

Tintinnus spiralis (auct.).

(Pl. IV, fig. 4.)

Coquille très allongée, pointue, effilée; le tiers postérieur, presque cylindrique sur une certaine étendue, très

Digitized by Google

étroit, terminé par une pointe aiguë; les deux tiers antérieurs en forme de cône allongé, un peu renflé; près de l'orifice un épaississement en forme de bourrelet saillant vers l'extérieur. Coquille composée de deux lamelles parfaitement distinctes, et reliées entre elles par des cloisons un peu irrégulières, mais parallèles en somme, obliques sur l'axe longitudinal de la coquille, et décrivant des spires dextrogyres très allongées. Entre les cloisons se trouvent des rangées longitudinales de petits points, qui ne sont que les coupes optiques de petits piliers se rendant d'une lame à l'autre. Au bord libre de la coquille, les deux lames s'écartent un peu l'une de l'autre, laissant ainsi entre elles un espace plus large qu'ailleurs. Extérieurement, le bord de la coquille est élargi en bourrelet, tandis qu'intérieurement elle est régulièrement cylindrique. Le bourrelet creux est donc constitué par l'écartement de la lame externe. Le bord même est creusé d'un sillon, produit par un plissement de la paroi de la coquille, à l'endroit où la lame externe passe à la lame interne; ce repli circulaire fait donc saillie dans la cavité du bourrelet, qu'il diminue d'autant.

Le péristome porte une couronne de palettes ondulantes. En dehors des palettes, il m'a semblé qu'il n'y avait qu'un seul cil indépendant à chaque rangée spirale, tandis qu'en dedans il y a plusieurs cils de plus en plus courts.

Mes exemplaires, fixés par le perchlorure de fer et colorés par l'acide gallique, présentent un seul noyau ovale, situé latéralement contre la paroi du corps, du côté opposé à celui où se trouve l'ouverture buccale, à peu près au milieu de la longueur du corps.

Animal court, pédoncule très allongé attaché assez loin du sommet de la coquille ou présentant même deux points d'attache. Lignes vibratiles du péristome au nombre de 20 environ, corps glabre.

Digitized by Google

Longueur de la coquille $0^{mm},312$, diamètre à l'orifice $0^{mm},068$.

Je n'ai rencontré à Villefranche qu'un petit nombre d'exemplaires de cette espèce délicate.

Notre genre, caractérisé comme ci-dessus, comprendra selon toute probabilité les *Tintinnus inquilinus* (Schrank), *T. obliquus* (Ch. et Lach.), *T. amphora* (Cl. et L.), *T. acuminatus* (Cl. et L.), *T. Steenstrupii* (Cl. et L.), *T. quadrilineatus* (Cl. et L.), *T. subulatus* (Ehbg), *T. cinctus* (Cl. et L.), *T. urnula* (Cl. et L.).

Peut-être faudra-t-il établir une coupe générique spéciale pour les espèces à fourreau gélatineux telles que le *Tintinnus mucicola*, etc.

2me genre. CYTTAROCYLIS (auct.).

Diagn. emend. — Coquille lisse, ferme, transparente, composée de deux lamelles séparées par un espace au moins deux fois aussi large que l'épaisseur de chacune des lamelles. Cet espace est divisé par des cloisons très régulières en une quantité d'alvéoles polygonales, qui donnent à la coquille l'aspect d'un treillis.

Péristome bordé de palettes ondulantes moins larges que chez Tintinnus.

Cyttarocylis cassis.

(*Dictyocysta cassis*, Haeck.)

(Pl. IV, fig 6 et Pl. V, fig. 10.)

Coquille en forme de cornet, à sommet pointu, légèrement déjeté de côté, à bord évasé.

Digitized by Google

Animal conique, attaché par un pédoncule au sommet de la coquille; péristome portant une vingtaine de rangées vibratiles. Surface du corps glabre.

Divers exemplaires durcis m'ont présenté un noyau ovale situé vers le milieu de la longueur du corps. La fig. 10, Pl. V, montre le bord de la coquille avec ses cloisons et ses deux lamelles en coupe optique. — La longueur de la coquille est de $0^{mm},22$, sa plus grande largeur de $0^{mm},132$.

Cyttarocylis cistellula (auct.).

(Pl. V, fig. 8).

La coquille est arrondie, ovoïde vers le bas, tandis que la partie supérieure s'élargit en forme d'entonnoir. Sur le bord de l'entonnoir, est placée une portion membraneuse dirigée en dedans. Cette portion membraneuse renferme un sinus assez large, et se compose d'une paroi externe, membraneuse, très mince et très flexible et d'une paroi interne qui forme la continuation de la lame interne de la coquille.

Les cellules comprises entre les deux lames de la coquille et limitées par les petites cloisons de forme polygonale sont de grandeur sensiblement égale, sauf un certain nombre de cellules placées en zone autour de la partie la plus large de la coquille et qui ont deux à trois fois le diamètre des autres cellules. Les petites cellules (je n'emploie pas le mot dans son sens histologique!) ont en moyenne 3 μ de diamètre, les plus grandes ont jusqu'à 9 μ de largeur. La longueur de la coquille, y compris le rebord membraneux, atteint $0^{mm},1$, sa plus grande largeur est de $0^{mm},07$. L'animal diffère peu de celui du *C. cassis*.

Digitized by Google

J'ai rencontré cette espèce à Villefranche où elle était assez rare pendant l'hiver 1880 81.

C'est dans ce genre que viendront sans doute se placer les *Tintinnus denticulatus* (Cl. et L.) et *T. Ehrenbergii* (Cl. et L.).

Genre Dictyocysta (Ehrbg).

Coquille formée de deux lamelles avec des cloisons comme chez Cyttarocylis, mais présentant en outre des ouvertures véritables, des fenêtres plus grandes que les cellules internes de la coquille.

Dictyocysta templum (Haeck.).

(Pl. V, fig. 9)

Je crois pouvoir identifier l'espèce que j'ai rencontrée à Villefranche avec celle dont Haeckel donne un dessin, malgré la forme plus arrondie du sommet de la coquille et malgré quelques différences attribuables à des erreurs de dessin. La coquille ressemble beaucoup pour la structure à celles du genre Cyttarocylis, sauf que les grandes fenêtres du bord et celles qui se trouvent autour de la partie la plus large de la coquille sont réellement percées à jour. Je me suis assuré de ce fait en plaçant la coquille dans une goutte de glycérine chargée de particules en suspension et faisant circuler le liquide à l'aide de pressions exercées sur le couvre-objet. J'ai vu alors les particules passer à travers les fenêtres, tandis que la même expérience m'a toujours donné des résultats négatifs pour les grandes cellules de la coquille des Cyttarocylis.

L'animal m'a paru différer bien peu de celui de ce dernier genre.

Digitized by Google

Cette espèce, la seule du genre que j'aie trouvée à Villefranche ne s'est présentée qu'à un petit nombre d'exemplaires.

Nous comprenons, dans le genre *Dictyocysta*, les espèces dont la coquille est réellement perforée, réduite à une sorte de cage à jour, telles que *Dictyocysta elegans* (Ehrbg), *D. mitra* (Haeck.), *D. lepida* (Ehrbg), *D. acuminata* (Ehrbg), *D. templum* (Haeck.), *D. tiara* (Haeck.).

Genre Codonella (Haeck.).

Coniocylis (*mihi*).

Je crois maintenant être sûr de l'identité de l'une des espèces que j'ai précédemment décrites sous le nom de Coniocylis avec une des *Codonella* de Haeckel. Le diagnostic de ce dernier était, il est vrai, fautif, puisqu'il est basé sur une structure mal comprise et commune du reste à tous les Tintinnodées. Néanmoins je préfère conserver le nom proposé par cet auteur, puisque ce nom a l'avantage de la priorité. Voici, du reste, le nouveau diagnostic de ce genre :

Coquille formée d'une seule lame, inégale, bosselée ou striée, agglutinante, plus ou moins incrustée de corps étrangers. Animal muni au péristome de lamelles ondulantes étroites et possédant deux noyaux.

Codonella campanula.

(Pl. IV, fig. 5, et Pl. V, fig. 11.)

Tintinnus campanula (Ehrbg), *T. campanula* (Cl. et L.), *Codonella campanella* (Haeck.), *Coniocylis campanula* (mihi).

Digitized by Google

Je crois pouvoir identifier cette espèce avec celle que Haeckel a figurée et décrite, malgré les quelques différences qu'on remarquera dans la forme et les proportions de la coquille, parce que j'ai acquis maintenant la certitude que les dessins de Haeckel ont été faits un peu lestement et ne doivent pas être pris « au pied de la lettre. »

Les deux noyaux sont placés dans la partie postérieure du corps et accolés aux deux parois opposées. L'un des deux se trouve en général un peu en arrière de l'autre. La longueur de la coquille atteint $0^{mm},16$, sa largeur à l'orifice, $0^{mm},1$.

Dans la baie de Villefranche cette espèce s'est présentée à diverses reprises et parfois en abondance.

Codonella ventricosa.

(Pl. V, fig. 12.)

Tintinnus ventricosus (Cl. et L.).

La coquille est beaucoup plus épaisse que celle de *C. campanella* et fortement incrustée de petits grains de grosseurs très inégales. Le bord rétréci est lisse et c'est sur cette partie non incrustée que s'implante la membrane flexible. La zone lisse rappelle une cravate, et la membrane un col droit qui la dépasse. La figure représente cette membrane un peu plissée. Lorsque l'animal s'étale, la membrane se dresse en forme de cylindre. Lorsque l'animal se retire au fond de sa coquille, la membrane se replie en dedans et ferme complètement l'entrée de la coquille. Cette membrane est incrustée de petits corps brillants, allongés et tous dirigés perpendiculairement au bord de la membrane. La coquille a

Digitized by Google

0mm,075 de longueur jusqu'à la base de la membrane qui a 0mm,015 de large. La plus grande largeur de la coquille est de 0mm,07.

L'animal présente deux noyaux placés au même niveau vers le milieu de la hauteur du corps, contre les parois.

J'ai trouvé cette espèce en très grande abondance à Villefranche.

Codonella nucula (auct.).

(Pl. V, fig. 13.)

Cette espèce ressemble beaucoup à la précédente, sauf pour les dimensions. Les corps incrustants sont un peu plus clairsemés, la membrane flexible est relativement plus large. La longueur de la coquille seule est de 0mm,04, celle de la membrane de 0mm,015, la plus grande largeur de la coquille de 0mm,033.

On pourrait être tenté de prendre cette forme pour un état de jeunesse de l'espèce précédente; si ce n'était que, malgré la grande abondance avec laquelle ces deux espèces se présentent, les intermédiaires manquent complètement. Du reste, je n'ai jamais rencontré, dans aucune espèce de Tintinnodées, des coquilles plus petites l'une que l'autre, ce qui prouve que la coquille est produite dès l'origine dans ses dimensions définitives, quelle que soit la grosseur de l'animal qui la sécrète.

Le *Tintinnus Ehrenbergii* décrit par Claparède (X, p. 1) semble, il est vrai, continuer à agrandir sa coquille, après l'avoir sécrétée, mais cette croissance est obtenue par l'addition d'anneaux qui ne sont pas en continuité de forme avec la première partie de la coquille.

Digitized by Google

Codonella galea (Haeck.).

(Pl. V, fig. 14.)

Bien que la forme et le mode d'incrustation de la coquille ne s'accordent pas absolument avec les figures de Haeckel, je crois pouvoir identifier cette espèce avec celle de l'auteur cité, et cela pour les raisons déjà indiquées à propos de la *Codonella campanula*.

La coquille est fortement incrustée de gros grains aplatis qui se touchent presque tous par leurs bords.

La longueur totale de la coquille est de $0^{mm},08$; sa plus grande largeur est de $0^{mm},06$, son entrée au niveau de l'étranglement peut être fermée, lorsque l'animal se retire, par une membrane plissée, que j'ai indiquée sur la figure. Les plis se joignent de telle façon que le point central forme une saillie pointue.

C'est dans le genre *Codonella* que doivent se placer les *Tintinnus Helix* (Cl. et L.), *T. annulatus* (Cl. et L.), et probablement le *Tintinnopsis* de Stein.

Je m'abstiens de classer et de donner un nom à l'infusoire que j'ai rencontré accolé à des algues (Pl. V, fig. 15). L'observation du vivant ne m'ayant pas renseigné d'une manière suffisante sur la structure de la couronne vibratile et de la coquille; les exemplaires que j'avais conservés pour l'examen ultérieur ont été détruits par un accident. Il me paraît probable cependant que cette forme est voisine des Codonelles. Chez la plupart des exemplaires que j'ai rencontrés, le sommet de la coquille était cassé, de sorte que la coquille était ouverte des deux bouts;

Digitized by Google

mais cet accident ne semble pas avoir le moindre inconvénient pour l'animal.

La longueur de la coquille, lorsqu'elle est complète, est de $0^{mm},16$; sa plus grande largeur de $0^{mm},04$. J'ai mesuré la longueur d'une des algues à laquelle ces coquilles sont attachées; d'une extrémité à l'autre de ses prolongements, cette algue avait $0^{mm},6$, soit près de quatre fois la longueur de la coquille.

Il résulte des faits que je viens de rapporter, que l'organisation des Tintinnodea est peu variée et que rien ne peut justifier la séparation des genres actuellement connus en plusieurs familles.

Si la description que Stein donne de son *Tintinnus fluviatilis* est bien exacte, ce ne serait point du tout une Tintinnodée.

Le mémoire de Sterki est particulièrement intéressant en ce qu'il nous montre que l'eau douce renferme des formes qui ne diffèrent pas par leur organisation des formes marines et que nous n'avons aucune raison plausible de réserver ce nom de famille pour un type hypothétique, fondé sur des descriptions fautives. C'est pourtant ce que fait Saville Kent (XIII, p. 624), qui donne aux Tintinnodées le nom de Dictyocistides et supprime le premier nom faute de trouver des animaux auxquels il puisse l'appliquer! Les Dictyocystides de S. Kent sont simplement un synonyme des Tintinnodées de Claparède et Lachmann, synonyme que nous pouvons mettre simplement de côté, puisque la priorité appartient incontestablement au nom que j'ai adopté.

Il en est de même du genre *Petalotricha* que S. Kent cherche à substituer au nom de *Tintinnus*. Ici encore il

Digitized by Google

semble réserver ce dernier pour des animaux hypothétiques. Il serait superflu de combattre un parti-pris; il suffit de le constater.

Les familles des Dictyocystides et des Codonellides, telles que Haeckel les a établies, méritent mieux notre attention, car ce ne sont pas de simples synonymes. Ces familles sont fondées sur des différences anatomiques et il reste seulement à savoir si ces différences sont bien réelles, ou si elles ne sont pas plutôt fondées sur des observations insuffisantes. Je me prononce sans aucune hésitation pour cette dernière alternative. Les pages qui précèdent montrent que l'organisation de nos infusoires est peu variée et que même dans la disposition du péristome, sur laquelle Haeckel fondait ses distinctions, il n'existe aucune différence suffisante pour justifier leur séparation en plusieurs familles. Le genre *Codonella* est le seul qui présente des caractères bien tranchés, non pas à son péristome, mais dans la structure de sa coquille et par la présence de deux noyaux à la partie postérieure de son corps. Ces différences ont-elles plus qu'une valeur générique? Je ne le pense pas, et je considère tous les Tintinnodées connus jusqu'à ce jour comme formant une seule tribu et une seule famille.

La place que notre famille doit occuper dans le système des infusoires est tout indiquée par la forme et la structure du péristome. Son affinité, pour beaucoup des formes dont Stein compose son ordre des Péritriches, est bien évidente, mais la ressemblance n'est que partielle et laisse subsister de profondes différences. Stein parle d'une parenté avec les Vorticellines; pour nous cette parenté n'existe pas, car il nous semble évident que nos infusoires sont séparés des Vorticelles et des Stentors par un espace plus large que celui qui existe entre ces deux derniers groupes.

Digitized by Google

Je ne discuterai pas la question de savoir si les Tintinnodées doivent rentrer dans l'ordre des Péritriches, car cet ordre me semble peu naturel et je doute fort qu'il puisse longtemps subsister. Le célèbre zoologiste des infusoires me paraît avoir eu la main moins heureuse, en ce qui concerne ce groupe, que dans les autres parties de son admirable travail.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. Otto-Friedrich MULLER, *Prodomus zool. Dan.* 1776.

II. SCHRANK, *Fauna Boica*, 1803.

III. EHRENBERG, *Die Infusionsthierchen*, 1838.

IV. EHRENBERG, *Monatsberichte Berliner Akademie*, 1840.

V. DUJARDIN, *Infusoires*, 1841.

VI. EHRENBERG, *Monatsberichte Berliner Akademie*, 1844.

VII. CLAPARÈDE et LACHMANN, *Études sur les Infusoires et Rhizopodes*, 1858.

VIII. STEIN, *Der Organismus der Infusionsthiere*, 1859-1867.

IX. HAECKEL, *Ueber einige pelagische Infusorien. — Jenaische Zeitschrift*, 1873.

X. R. E. CLAPARÈDE, Beobachtungen, etc. an der Küste von Normandie angestellt. fol. Leipzig, 1863.

XI. Dr V. STERKI, Tintinnus semiciliatus, eine neue Infusorienart. *Zeitschr. f. w. Zool.* Bd. XXXII, p. 460 mit 1 Taf. 1879.

XII. H. FOL, Contribution à la connaissance de la famille des Tintinnodea. *Arch. des sc. phys. et nat.* T. V., p. 5. Janvier 1881.

XIII. SAVILLE KENT, A Manual of the Infusoria. Part. V, p. 624 et suiv.

XIV. C. M. VORCE, Is it Tintinnus? *Amer. monthly microscop. Journ.* Vol. II, p. 223-224. 1881.

Digitized by Google

SUR UN
CAS DE COMMENSALISME
D'UN
CARANX ET D'UNE CRAMBESSA

PAR

Godefroy LUNEL
Directeur du Musée d'histoire naturelle de Genève.

Avec la planche VI

Le cas qui m'a fourni le sujet de ce travail se rapporte tout à la fois à des animaux appartenant à des classes bien différentes, les Poissons et les Méduses. Des travaux nombreux, et dont l'énumération ne saurait trouver convenablement sa place ici, ont été publiés par les naturalistes anciens et modernes, soit sur l'organisation et l'anatomie, soit sur le développement ou les caractères zoologiques des animaux de la dernière de ces classes. Je me bornerai donc à rappeler du moins en partie, ce qui peut avoir été dit sur leur genre d'alimentation.

Les Méduses se nourrissent de petits animaux nus et pélagiques, et même, suivant plusieurs auteurs, de petits poissons qu'elles saisissent et attirent vers leur bouche à l'aide de leurs tentacules, de leurs bras et des organes urticants dont ceux-ci sont munis. C'est ce qu'a supposé Spallanzani [1], ayant vu un petit poisson collé à l'un des appen-

[1] *Opuscula di fisica animale vel vegetabile*, 1776.

Digitized by Google

dices d'une Méduse qu'il venait de saisir. Muller [1], Othon Fabricius [2], Dicquemare [3] et Bosc [4] disent avoir vu des Méduses digérer des poissons. Suivant Péron et Lesueur [5], les Méduses feraient leur proie journalière de poissons de 12 à 15 centimètres de long et, quoique leur estomac paraisse incapable d'avoir aucune espèce d'action sur ces derniers animaux, ceux-ci seraient digérés en quelques instants. Gaëde [6] a assuré avoir trouvé de petits poissons dans l'estomac des Méduses qu'il avait disséquées. Eysenhard et Chamisso [7] ont assuré également avoir rencontré plusieurs fois dans les ventricules des Méduses des têtes et des restes de poissons paraissant digérés. Le professeur de Blainville [8] a dit avoir trouvé quelquefois lui-même de petits poissons dans des Equorées et même dans des Rhizostomes, mais il s'est demandé si ces petits poissons avaient réellement été saisis par ces Acalèphes pour leur servir de nourriture ou bien s'ils ne s'y trouvaient pas par accident? Cuvier était de cette dernière opinion, du moins pour les Rhizostomes, ayant reconnu que ces animaux puisent leur nourriture par des espèces de suçoirs. Quoy et Gaimard [9], à propos des auteurs précités qui ont dit avoir vu des Méduses digérer jusqu'à des poissons, croient pouvoir assurer qu'un phénomène aussi compliqué de digestion est tout à fait impossible pour quelques

[1] *Zoologia danica*, 1776-89.

[2] *Fauna groenlandica*, 1780.

[3] *Transact. philos.* et *Journal de phys. de Londres*. Mémoires sur plusieurs zoophytes.

[4] *Histoire naturelle des vers*, 1802 à 1815.

[5] Monographies des Méduses. *Ann. du Museum*, 1809, t. XIV, p. 325.

[6] *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Medusen*, 1816, 8°, avec fig.

[7] *Mém. acad. Leopold cur. nat.* 1821, t. X, part. 2.

[8] *Dictionn. des sc. nat.* 1823, t. XXIX, p. 389 et suivantes.

[9] Voyage de l'Uranie, 1824. *Zoologie*, p. 559 et suivantes.

Digitized by Google

espèces qui manquent d'organes convenables pour l'opérer. Ces savants citent à l'appui de leur assertion et comme en fournissant une preuve irrécusable, la capture qu'ils avaient faite d'une nouvelle espèce de *Dianea*, dans la Méditerranée, près des côtes de Valence et des Iles Baléares. Cette Méduse, dont la structure ne différait en rien de celle des autres radiaires du même genre, ne présentait aucune ouverture qui pût lui permettre de faire entrer une substance quelconque d'un volume appréciable. Quant à la figure donnée par Müller, et que d'autres auteurs ont reproduite, d'une Méduse avalant un poisson, Quoy et Gaimard disent qu'elle ne prouvait rien, car, ainsi que l'a fait remarquer Cuvier, ce poisson pouvait très facilement s'être introduit dans une ouverture presque toujours béante et n'offrant que peu de résistance.

Suivant Lesson [1], la proie des Méduses consisterait en petits poissons, etc., qu'elles frapperaient de stupeur par un liquide caustique pour cette proie, mais qui souvent n'aurait pas d'action sur l'homme, bien que certaines espèces soient vraiment urticantes au toucher. Le même auteur a dit avoir vu souvent la chair de poissons assez robustes absorbée par les parties de la Méduse qui se pressaient sur les écailles, les expulsant et décomposant à leur contact la matière charnue en une sorte de liquide sirupeux et rosé; enfin, cet auteur ajoute que les larges ouvertures inférieures auxquelles Peron donnait le nom de *cavités stomacales*, Lamark, Cuvier et de Blainville, celui de bouches, servaient aux Méduses à engloutir leur proie.

En 1848, me trouvant sur la plage de Maguelonne, près Montpellier, au moment où les pêcheurs avaient

[1] *Hist. nat. des zoophytes acalèphes*, 1843, p. 162.

Digitized by Google

retiré leur filet avec plusieurs grands Rhizostomes; je remarquai, dans l'intérieur de l'une de ces Méduses, un poisson à peu près de la longueur du doigt, lequel donnait encore quelques signes de vie et se trouvait en parfait état de conservation, mais dont je n'ai pu me rappeler l'espèce. Je ne saurais dire non plus dans quelle cavité de la Méduse se trouvait logé le poisson. J'ajouterai que les pêcheurs redoutent beaucoup pour leurs filets l'action corrosive des Méduses.

Les Méduses ne sont pas comestibles et ne servent guère de nourriture qu'aux Actinies, qui les saisissent au passage à l'aide de leurs tentacules. Les Baleines, dit-on, en consomment les petites espèces en grande quantité qu'elles engloutissent dans leur énorme bouche avec d'autres animaux de différents types qui abondent dans les mers fréquentées par ces grands cétacés.

On a remarqué quelquefois des poissons nageant autour des Méduses et semblant les poursuivre, d'où l'on a pu croire que ces vertébrés suivaient ces dernières pour s'en nourrir. Le professeur Cocco [1] a le premier fait connaître un poisson de la Méditerranée qui, vers la fin de 1834, s'était montré tournoyant autour d'une quantité de Méduses qui cette année avaient envahi les parages de Messine. Le fait fut examiné peu de temps après par le même professeur, lequel, à la suite de nouvelles observations, crut devoir donner à ce poisson le nom spécifique de *Medusophagus, Mangeur de méduses,* à cause de son avidité, suivant lui, à se nourrir des tentacules filiformes de ces orties de mer, et sous celui générique de *Schedophilus*, qui signifie *amateur de l'ombre.* Il ajoute que quelques pêcheurs siciliens l'appellent *Pisci d'Umbra,* tandis que d'autres le nomment *Pisci Purcu,* poisson porc.

[1] In Giorn, *Innom. Mess. Ann.*, 111, n° 7, p. 59.

Digitized by Google

M. le Dr Albert Günther[1] a décrit et donné une figure coloriée d'un *Schedophilus medusophagus*, conservé dans l'esprit de vin, qu'il avait reçu en mai 1882 de la part de son ami, M. G. Douglas Ogilby, avec les notes suivantes : « Ce poisson que j'ai eu entre les mains fut pris pendant « la seconde quinzaine d'août 1878 dans un filet à saumon « à Portrush, comté d'Antrin, en Irlande. Aucun des pê- « cheurs engagés dans cette pêche n'en avait vu de pareil. « C'était le poisson adulte le plus délicat que j'eusse jamais « touché, tellement que 24 heures après sa capture la peau « du ventre avec les intestins tombaient quand on le soule- « vait et il était tout à fait doux et mou au toucher. Son « estomac contenait du fretin de harengs. Je dois mention- « ner que peu de jours après je reçus aussi à Portrush un « beau spécimen de Thon. » M. Günther ajoute que le poisson procuré par M. Ogilby était un bel exemplaire du *Schedophilus medusophagus*, genre qui, depuis qu'il est connu, n'avait pas été rencontré près des côtes d'Angleterre. Cette espèce a été ensuite trouvée dans l'Atlantique[2] et tout à fait récemment dans la mer du Sud[3], près Samoa (Polynésie). C'est évidemment un poisson pélagique qui, à l'état adulte, descend à quelque profondeur; le manque de fermeté dans les tissus, bien décrit par Ogilby, semble démontrer clairement que c'est un poisson de mer profonde, mais nous ne connaissons pas exactement la profondeur à laquelle il peut descendre, et qui probablement ne dépasse pas une centaine de brasses. Comme chez d'autres poissons des mers profondes, les jeunes de cette espèce sont trouvés plus fréquemment à la

[1] *Trans. of the zool. Society of London*, t. XI, part. 7, n° 2, p. 223. October, 1882, pl. 47.

[2] *Cat. of the Fish.* 2, p. 412. Lütken, *Vid. Selsk. Sk.* 1880, p. 525.

[3] *Fische d. Sudsee*, p. 149

Digitized by Google

surface que les adultes, qui sont très rares. Ils suivent les objets flottants à la surface de la mer, soit qu'ils trouvent auprès d'eux une protection réelle ou imaginaire, ou encore qu'ils soient attirés par leur goût pour les animalcules qui s'amassent autour des dits objets; c'est ce qui a fait supposer que ces petits poissons suivaient les Méduses.

Quant à l'opinion exprimée par le nom spécifique de notre poisson, c'est-à-dire qu'il suit les Méduses dans l'intention de s'en nourrir, elle ne saurait être exacte, attendu que le poisson ne tirerait que peu de nourriture de ces animaux. Enfin, selon M. Günther, le poisson recueilli par M. Ogilby suivait probablement un banc de fretin de Clupéides qui, chaque année, voyagent de la pleine mer vers les côtes d'Angleterre, et sont suivis par nombre de poissons venant du sud, lesquels fondent sur eux et sont tour à tour poursuivis par d'autres poissons pélagiques plus grands, tels que les Thons et autres Scombéroïdes.

M. le prof. H. Fol a donné au Musée de Genève deux individus, dont un très jeune, du *Schedophilus medusophagus* qu'il avait recueillis dans le golfe de Messine, pendant qu'il s'y livrait à ses études sur le développement des animaux inférieurs de la Méditerranée. Ce savant a bien vu ces poissons nager autour des Méduses; mais il n'a jamais remarqué que ce fut pour s'en nourrir, pas plus qu'il n'a vu ces dernières faire leur proie des premiers. M. le Dr Fol ne croit donc pas que les Méduses puissent manger des poissons si petits qu'ils soient; ces Acalèphes, d'une organisation si simple et si peu résistante, ne possèdent pas des organes digestifs assez puissants pour digérer une proie aussi consistante. Les Actinies mêmes dont les tissus et les organes de la nutrition sont mieux constitués et mieux développés que chez les Médusaires, ne digèrent souvent qu'en partie les petits poissons et les

Digitized by Google

autres petits animaux dont elles peuvent s'emparer et en rejettent les parties tant soit peu dures.

Les observations suivantes pourront fournir tout à la fois des données fort intéressantes sur les mœurs de certaines espèces de poissons et une explication, peut-être plus concluante que celle qu'on a donnée jusqu'ici, de leurs manœuvres auprès des Méduses.

Dans un envoi d'objets de l'île Maurice fait au Musée de Genève par M. de Robillard en mai 1882, se trouvaient réunis et conservés dans l'esprit de vin un *Caranx melampygus*, C. V. [1] et une *Crambessa palmipes*, Hæckel [2]. Le premier de ces animaux était engagé par la plus grande partie du corps dans les ouvertures formées par les quatre piliers qui relient l'estomac à l'ombrelle et sont parcourus par des canaux servant à établir la communication entre la cavité stomacale et le reste du système gastro-vasculaire [3].

Toutes les hypothèses qui tendent à expliquer l'association de poissons et de Méduses, en admettant que l'un de ces animaux recherche l'autre comme proie et comme nourriture sont évidemment inadmissibles dans le cas qui nous occupe. Car la Méduse appartient à la famille des Rhizostomées et n'a par conséquent pas d'ouverture buccale proprement dite, mais seulement une série de pores microscopiques qui ne lui permettent d'absorber de la nourriture qu'à l'état d'extrême division ; et d'autre part

[1] *Histoire naturelle des Poissons*, 1833, t. IX, p. 116.

[2] *System der Medusen*, 1880, vol. Ier, 2e partie, p. 620.

[3] Je dois à l'obligeance de M. le Dr Fol la détermination de cette Méduse, autant du moins qu'il a pu le faire sûrement; l'état assez médiocre de conservation de celle-ci ne lui ayant pas permis de compter les lobules du bord de l'ombrelle, lesquels ne sont plus visibles. J'ajouterai que M. Hæckel a décrit la *Crambessa palmipes* d'après des exemplaires provenant de la côte septentrionale de l'Australie.

Digitized by Google

le poisson ne fait que se loger dans une cavité naturelle de la Méduse, cavité qui n'a rien de commun avec le système digestif ou gastro-vasculaire. Cette cavité est élargie par l'usage prolongé que le poisson en a fait et pourtant la *Crambessa* est parfaitement intacte, preuve évidente que le poisson considère son associé comme un lieu de refuge et non comme une proie.

Surpris de la singularité de ce fait, j'écrivis à M. de Robillard pour lui demander quelques détails à ce sujet. Voici la réponse que j'en reçus en septembre suivant et que je transcris littéralement : « Le fait que je vous ai « signalé au sujet du petit poisson qui suit l'anémone et « y entre constamment sans la quitter, est parfaitement « exact; le pêcheur qui me les a apportés les a pris en- « semble. Je puis personnellement certifier le fait : Il y a « plusieurs années que me trouvant sur le quai de notre « port j'ai remarqué la même chose; c'était aussi la « même espèce de poisson que celui que je vous ai en- « voyé qui entrait dans l'anémone et en sortait, et comme « cela se passait à environ 6 pouces au-dessous de l'eau, « il était très facile de remarquer ce qui se passait; le « poisson était seul, il n'y en avait pas d'autres. Quelle « explication donner à ce phénomène? est-ce que le pois- « son trouve quelque chose à manger dans l'anémone, ce « qui l'exciterait à la poursuivre et à y pénétrer. Je ne « puis le dire; l'anémone, quoique recevant le poisson, est « vivante et on la voit se mouvoir. Vous devriez vérifier « l'intérieur de l'anémone pour vous assurer si rien n'a « été détruit par le poisson. » Enfin, ayant recommandé à M. de Robillard de tâcher de me procurer si possible à l'occasion quelques exemplaires des deux animaux en question, j'ai reçu de lui pendant que j'étais en train de rédiger ces notes une lettre en date du 15 juillet dernier 1883, m'annonçant un nouvel envoi d'objets pour le

Digitized by Google

Musée, et de plus une boîte en fer blanc contenant deux Méduses, chacune avec son petit poisson; il les avait reçus dans de l'eau de mer, petits poissons et Méduses tous vivants. Malheureusement, je ne sais comment il s'est fait que tous les objets annoncés se trouvaient dans la caisse, sauf la boîte aux Méduses; je suppose que M. de Robillard a oublié de l'y enfermer.

Laissant donc de côté toutes les hypothèses émises jusqu'à ce jour sur les Méduses mangeant des petits poissons et sur les petits poissons mangeant des Méduses, j'en arrive à cette conclusion, corroborée par le fait que j'ai signalé, à savoir qu'il est certaines espèces de poissons dont les adultes vivent dans des profondeurs plus ou moins considérables, et dont les jeunes, qu'ils y soient contraints par quelque particularité indéterminée de leur organisation ou par la nécessité d'y chercher une nourriture mieux appropriée à leur âge, viennent trouver certaines Méduses à la surface de la mer. C'est là que pullulent les petits animaux pélagiques dont ils se nourrissent, comme le font aussi les Méduses et qui s'agglomèrent autour d'elles. Alors se passe ce fait des plus étranges, mais qui n'en est pas moins avéré, c'est que le poisson entrant dans certaines anfractuosités naturelles de la Méduse, s'y loge, en sort, y rentre à volonté et devient ainsi son commensal. C'est le seul moyen, je crois, d'expliquer cette sorte d'association ou de rapprochement entre deux animaux de types si différents. Il est à remarquer que le poisson pour pénétrer dans la Méduse, sans en lacérer les tissus, est obligé de nager en se tenant sur le côté, c'est-à-dire dans une position tout à fait anormale.

Je profite de l'occasion qui m'est offerte pour faire connaître un nouveau cas de parasitisme. Je veux parler de la trouvaille de deux exemplaires de *Dorychthys excisus*

Digitized by Google

(Kaup), mâle et femelle, rencontrés vivants dans une holothurie. Ces deux poissons m'ont été adressés de l'île Maurice en octobre 1881 par M. de Robillard, avec l'assurance qu'ils étaient bien vivants lorsqu'il les avait retirés de l'holothurie. Malheureusement, il n'a pu me dire à quelle espèce appartenait l'échinoderme. Quoi qu'il en soit, le fait m'a paru d'autant plus intéressant et plus digne d'être signalé, que c'est, je crois, le seul cas de parasitisme observé jusqu'à ce jour de la part d'un poisson de l'ordre des Lophobranches.

Voici, du reste, quelques caractères de ce *Dorychthys* qui serviront à identifier l'espèce ou à déterminer l'âge:

Longueur totale : 50^{mm}. Plaques : 18 + 15-16.

Digitized by Google

L'HIVERNAGE DES LARVES DE GRENOUILLES

ET DE TRITONS D'EUROPE

ET LA

MÉTAMORPHOSE DE L'AXOLOTL DU MEXIQUE

PAR

M. J. KOLLMANN
Professeur ord. à l'Université de Bâle.

Au printemps de l'année 1879, on m'apporta du voisinage de Bâle, c'est-à-dire, des mares de Neudorf dans la haute Alsace, des larves de batraciens de dimensions considérables, puisqu'elles mesuraient 10,5 centimètres de long. Placées dans la collection d'embryologie sous le nom de *Pelobates fuscus*, elles firent l'admiration des connaisseurs.

Le travail récemment publié par PFLÜGER [1], intitulé : « L'hivernage des têtards du Pélobate, » m'engagea à examiner à nouveau la provenance de ces larves, car la justesse de ma détermination n'était plus certaine d'après le contenu de ce travail. S'il se trouve des larves de *Rana esculenta* de 11 centimètres de longueur, dans les environs

[1] *Pflüger's Archiv.* Bd. 31, 3. 134 — Bonn, 1883.

Digitized by Google

de Bonn et de Prague, il n'y avait pas de raisons pour qu'elles ne pussent pas aussi se rencontrer près de Bâle.

Je n'avais fondé mon premier diagnostic que sur la nouvelle, que la forme larvaire du *Pelobates fuscus* peut croître jusqu'à une pareille longueur. Du moment que PFLÜGER avait, non seulement observé le même fait chez *Rana esculenta*, mais encore fait connaître quelques critères permettant de les distinguer, il était facile de s'en assurer. D'après cet auteur, les larves de *Rana esculenta* n'ont pas, à la patte de derrière, les disques cornés et fouisseurs que possèdent celles du Pélobate; les premières ont en outre une pupille toute ronde, tandis que ces dernières n'ont qu'une fente verticale.

Les larves géantes que j'ai sous les yeux ont la fente pupillaire verticale et les disques fouisseurs, et doivent donc être considérées comme appartenant au *Pelobates fuscus*. A l'état de fraîcheur, elles sont d'un brun saturé avec quelques reflets métalliques, qui passe du côté ventral et sur les côtés de la queue à une marbrure jaune et blanche à reflets métalliques. Elles diffèrent en ceci de celles de Bonn, qui sont marbrées de blanc et de noir.

Mentionnons en passant la position latérale du spiraculum, pour montrer qu'il ne peut s'agir ni des têtards d'*Alytes obstetricans*, ni de ceux de *Bombinator igneus*.

Parmi mes six exemplaires, dont la longueur varie de 8 à 10,5 centimètres, il ne se trouve pas une seule larve du Pélobate, quoique ce batracien se trouve dans la contrée, et, entre autres, précisément dans le voisinage de Neudorf.

Comme ces têtards m'ont été apportés à diverses reprises et encore ce printemps au mois de mai, il est certain qu'ils avaient passé l'hiver. Il est dès lors étonnant que, même au milieu du mois de mai, ils ne donnassent aucun signe de métamorphose. Leur habitat près de Neudorf

Digitized by Google

semble les y inviter, tant par les rives plates que par le peu de profondeur des mares et l'abondance de la végétation. Le splendide printemps de l'année 1883 était une excellente occasion : et pourtant ils résistèrent à la tentation, même après avoir été tenus en captivité. Je les gardai jusqu'au milieu de juin dans un petit aquarium de chambre, sans qu'ils montrassent la moindre velléité de devenir terrestres. Ils finirent par périr, sans doute faute de nourriture. Pendant ce temps, leurs pattes de devant restèrent sous la peau exactement comme c'était le cas de ceux qu'on m'avait apportés de Neudorf[1]. Il est à noter, à ce propos, que le degré de développement des jambes de derrière est soumis à de grandes variations. Chez l'un des plus grands exemplaires de *Pelobates fuscus*, elles ont 22 mm. de longueur mesurées depuis le repli inguinal jusqu'à l'extrémité du plus long orteil ; elles sont un peu courbées chez un exemplaire, et n'ont été mesurées qu'en ligne droite. Les jambes d'un autre exemplaire n'ont que 13 millimètres de longueur, étendues, et la cuisse n'est visible que sur une longueur de 2,5 millimètres ; cette même partie mesure 10 millimètres dans le cas précédent, avec des muscles développés en proportion. Avec cela, les queues ne présentent pas la moindre trace d'une métamorphose régressive, comme l'on devrait pourtant s'y attendre, d'après la longueur des animaux, celle de leurs jambes et la saison avancée.

En présence du fait que les larves de grenouilles peu-

[1] L'un de ces *Pelobates fuscus* a étendu le bras gauche à travers la peau, qui recouvre encore le bras droit. Il y a sans doute ici quelque irrégularité de formation, car les bras sortent en général simultanément ; tout au moins, je n'ai jamais vu de têtards à trois jambes. Celui en question a 9 centimètres de long, tandis que d'autres exemplaires plus grands ne font aucune mine de sortir leurs extrémités antérieures.

Digitized by Google

vent croître très rapidement, lorsque les circonstances leur sont favorables, et dans d'autres cas, au contraire, ne grossir qu'avec une extrême lenteur, il y a lieu de ne se prononcer sur leur âge qu'avec la plus extrême prudence. Néanmoins je ne crois pas me tromper dans ma détermination pour le genre *Rana*. D'après les nouvelles informations que j'ai réunies depuis l'époque où j'ai fait ma dernière communication [1] sur ce sujet, je n'ose plus affirmer la chose sans conditions à l'égard du *Pelobates fuscus*. Ainsi PFLÜGER m'écrit que le Pélobate arrive souvent très promptement à une taille très considérable, et LATASTE s'exprime dans le même sens dans une lettre. FATIO [2] ne doute pas du fait de l'hivernage des Anoures, bien qu'il constate chez eux des différences de taille très notables. Je cite au sujet de cette croissance les observations de ce zoologiste distingué : « Dans un seul genre, l'on peut voir « même des différences assez notables, entre autres chez « *Rana temporaria* et *R. esculenta*. Généralement plus « gros que ceux de la grenouille rousse, les têtards de la « grenouille verte sont, en effet, beaucoup plus susceptibles de varier dans leurs dimensions. Ainsi il est arrivé « à maintes reprises, de rencontrer dans quelques mares, « vers la fin de juillet, des larves de la grenouille verte « qui mesuraient jusqu'à dix centimètres de longueur « totale, sans présenter encore aucune trace de pattes; « tandis que, à la même époque, il se trouvait, dans d'autres bassins, des têtards qui, quoique beaucoup plus « petits, étaient cependant sur le point de terminer leur « métamorphose. »

[1] Kollmann, J., Das Ueberwintern von europäischen Frosch- u. Tritonlarven, und die Umwandlung des mexicanischen Axolotl. Verhandlg. d. Naturf. Gesellsch. in Basel VII. 2. p. 387.

[2] Fatio, V., Faune des Vertébrés de la Suisse, vol. III, Genève et Bâle, 1872, page 279 et suiv.

Digitized by Google

Or il est très difficile de décider quelle est l'origine de ces grandes larves[1]; même les zoologistes les plus distingués peuvent à peine se mettre en garde contre un diagnostic fautif sans des observations très suivies. Il me semble donc qu'un nouvel examen des conditions biologiques[2], précisément des Anoures de la Suisse, serait très important, car ce pays leur présente les conditions d'existence les plus diverses. « Les larves de la grenouille rousse « (*R. temporaria*), qui, parmi nos Anoures, s'élève le plus « haut dans les montagnes, sont quelquefois surprises « par le retour prématuré de l'hiver. Ainsi emprisonnées « sous la glace de quelque petit lac alpin, dans un milieu « assez froid, elles doivent attendre qu'un nouveau prin- « temps vienne leur permettre de terminer, dans une « seconde année, leur métamorphose ainsi retardée. » Chez les Alytes, cet hivernage est très fréquent, surtout dans des aquariums.

Wiedersheim[3] et de Brunk[4] ont conservé, pendant deux ans et au delà, des larves d'Alytes, d'où il résulte que certains facteurs, agissant dans l'organisme même des larves, empêchent leur métamorphose. Je ne songe pas à contester qu'un hiver précoce ne puisse prolonger la durée du séjour dans l'eau (V. Fatio et Pflüger), et il est même fort étonnant que ces organismes soient doués d'un pouvoir d'adaptation aussi étendu; mais les renseignements qui nous viennent du laboratoire d'anatomie de Fribourg, de

[1] Voy. Pflüger l. c., et les faits qu'il cite à l'appui de cette assertion.

[2] Je profite de cette occasion pour adresser à mes collègues et amis de la Suisse la prière de m'envoyer les larves de grenouilles de grandeur exceptionnelle telle que 7 à 10 centimètres avec indication de la provenance. *Pelobates fuscus* n'a encore jamais été rencontré en Suisse.

[3] Zoologischer Anzeiger, n° 5.

[4] Ibid., n° 104.

Digitized by Google

la part de MARIE DE CHAUVIN[1], entre autres nous montrent que d'autres influences encore peuvent mettre en jeu cette faculté inhérente à l'organisme, de conserver sa forme larvaire.

Un autre fait tout aussi frappant est que ces animaux ne quittent pas aussitôt, dès que l'occasion s'en présente, le séjour dans l'élément liquide qui nous semble leur avoir été imposé. Bien loin de gagner le rivage, à l'air tiède du printemps, ils préfèrent, contre toute attente, prolonger leur séjour dans l'eau. Leur tempérament ne les pousse plus du tout au même point à se rendre à terre; ils conservent leur forme larvaire, phénomène que je désignerai du nom de *néoténie*[2], pour avoir un mot propre. PFLÜGER attire l'attention sur la valeur du fait de l'hivernation de ces larves, en lui-même, et pour l'histoire de l'adaptation; pour ma part, je rappellerai que ces faits réveillent une ancienne discussion sur des faits analogues, à propos de la métamorphose de l'Axolotl. Si je saisis bien les rapports, nous nous trouvons, avec la néoténie de nos larves de batraciens, en présence d'un état de développement qui a bien des points communs avec celui de l'animal mexicain. On sait qu'il avait renoncé dans son pays natal, à revêtir sa livrée terrestre; ce n'est qu'au jardin des plantes qu'il pensa à reprendre l'habitude de se changer en un Amblystome. Qu'on me pardonne la forme que je donne à ce récit; je ne veux que rendre le cas plus tangible. Pendant un temps prolongé, l'Axolotl n'a poussé son développement que jusqu'à l'état de Perennibranche. Son tempérament s'opposait à ce qu'il posât ses bran-

[1] Ueber Verwandlung des mexicanischen Axolotl in Amblystoma. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVII, 1877, p. 522; ferner : Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Ebendas. Bd. XXIX, 1880, p. 324.

[2] De νέος, jeune et de τεινω, retenir.

Digitized by Google

chies et se préparât à aller à terre. WEISMANN[1] a donné à ce fait le nom de retour au type, d'atavisme.

v. EBNER[2] objecte avec raison, que la fixation permanente d'un état de développement embryonnaire ne mérite pas le nom de réversion, car, sans cela, il faudrait prendre pour tels tous les arrêts de développement. WIEDERSHEIM[3] se rallie en somme à cette manière de voir. Il pense que l'on pourrait encore considérer comme réversion la persistance de la livrée de jeunesse de l'Axolotl, mais qu'une pareille interprétation n'est plus admissible en ce qui concerne les grosses larves de Tritons de JULLIEN[4], de FILIPPI[5], ni en ce qui concerne le *Siredon mexicanus*. Pour ces cas il réserverait plutôt le terme d'arrêt de développement. HAMANN s'exprime tout aussi clairement à cet égard[6]. Je ne suis pas non plus d'avis qu'il s'agisse ici d'un atavisme dans le sens concret de ce mot. L'Amblystome doit passer par la phase larvaire, comme le font tous les Tritons. S'il s'arrête en ce point de son développement normal, si l'Axolotl oublie de passer à la vie terrestre, ce n'est plus un atavisme dans le sens strict du terme. Mais le mot d'arrêt de développement n'est pas non plus à sa place, car il implique l'idée d'une

[1] Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma — Zeitschr. f. wiss. Zool. — 1875.

[2] Ueber einen Triton cristatus (Laur.) mit bleibenden Kiemen. Sep.-Abdr. aus den Mittheilgn. naturwiss. Vereins Graz — 1877 mit 1 Taf.

[3] Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXXII. Mit 2 Tafeln.

[4] Jullien, Observations de têtards de *Lissotriton punctatus* reproduisant l'espèce. Comptes rendus, t. 68, p. 938.

[5] Filippi, F. de, Sulla larva del Triton alpestris. Archivio per la Zoologia. Déc. 1841, p. 206, auch mitgetheilt von C. V. Siebold Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28.

[6] Hamann, Ueber Kiementragende Tritonen. Jenaische Zeitschrift für Medicin, Bd. XIV, 1880, p. 567, mit 1 Tafel.

Digitized by Google

cause pathologique, et la localisation dans certains organes (bec de lièvre, gueule de loup, spina bifida, etc.).

D'après les résultats si étonnants des expériences sur l'Axolotl que M. DE CHAUVIN vient de communiquer[1], on ne saurait encore soutenir l'hypothèse de l'arrêt de développement ni celui de l'atavisme. En l'an 1879, plusieurs Axolotls avaient été transformés en Amblystomes, dans l'attente que ces animaux, artificiellement métamorphosés, se reproduiraient aussi. En 1883, cet espoir fut rempli; plusieurs naturalistes et moi-même avons eu, à l'occasion de l'assemblée des naturalistes allemands à Fribourg, le plaisir de voir les alevins sortis des œufs d'Amblystomes. Cette reproduction gagne à nos yeux un intérêt tout particulier, par le fait que ces Amblystomes auraient, sans nul doute, passé toute leur vie dans l'eau à l'état de Siredon et se seraient reproduits ainsi, sans l'intervention violente de l'expérimentateur dans le cours normal de leur cycle biologique. Il est vrai que les Axolotls possèdent, M. de CHAUVIN insiste sur ce point, une faculté toute particulière d'adaptation aux conditions d'existence; mais nos Urodèles d'Europe paraissent jouir aussi de cette propriété à un haut degré. Si l'Axolotl tient le premier rang sous ce rapport, cela pourrait bien venir de ce que c'est l'animal sur lequel nous possédons les observations les plus dignes de foi. Aucun autre Urodèle n'a été l'objet de soins aussi attentifs, aussi persévérants ni aussi intelligents. On a même réussi à retenir, pendant trois ans et deux mois, par des moyens artificiels, quatre exemplaires d'Axolotl dans un état intermédiaire, où ils possédaient, outre les branchies, un poumon assez développé pour leur permettre de vivre hors de l'eau. Ces animaux participaient de l'organisation des lar-

[1] Chauvin, Marie de, Ueber die Fortpflanzung des *Amblystoma*. Zoolog. Anzeig., n° 149, 1883, p. 513.

Digitized by Google

ves ichtyiformes et de celle de l'Amblystome; ils pouvaient aussi bien vivre dans l'eau que hors de l'eau. Après ce temps prolongé, deux exemplaires furent désignés pour faire retour à leur élément liquide et deux autres pour le passage à la forme plus élevée d'Amblystome; et l'expérience réussit, preuve nouvelle de la plasticité de ces organismes sous l'influence des causes externes. Mais parmi tous ces signes d'une faculté extraordinaire d'adaptation, la persistance d'un état précoce de développement individuel représente un aspect spécial de la question et mérite un intérêt tout particulier. C'est un fait biologique absolument nouveau que cette persistance d'un état inférieur de l'ontogénèse chez des vertébrés aussi élevés dans l'échelle. Les notions existantes ne cadrent que d'une manière très incomplète, et c'est faire naître de nouvelles difficultés que de chercher à en faire ici l'application. C'est pourquoi j'ai proposé l'emploi du mot *néoténie* pour indiquer la rétension d'une phase du développement.

Mais, dans la conception de ce terme, il faut encore comprendre l'idée, que le stade évolutif, qui est devenu permanent, sert de point de départ à une continuation du développement dans une direction qui répond à l'essence même de la forme larvaire; car il faut bien admettre que l'Axolotl a commencé par n'avoir pas d'organes sexuels et que, par la suite, il s'est mis à atteindre la maturité sexuelle et à se reproduire, tout en conservant la forme larvaire. Au début il n'a dû y avoir qu'un petit nombre d'individus qui suivirent cette voie; plus tard ils devinrent plus nombreux. Il faut absolument faire la distinction entre ces deux stades, le stade asexuel et le stade sexué, dont le second mérite le nom de stade du Siredon. L'ontogénie de l'Amblystome aurait donc eu à traverser originairement le premier stade, comme le font aujourd'hui tous les batraciens, les tritons, etc., puis le stade de Sire-

Digitized by Google

don, c'est-à-dire la forme d'Axolotl, pour finalement aboutir au troisième stade, celui de l'Amblystome. Dans certaines circonstances, cet animal peut oublier la dernière phase de son ontogénie, et se contenter de conserver celle de Siredon.

La somme des points de comparaison entre les particularités de l'Axolotl du Mexique et celles de nos Tritons et de nos Anoures sera encore plus grande, si les données que nous possédons au sujet du premier se trouvent être parfaitement exactes. SPENGEL [1] a fait un compte rendu des réflexions qu'un naturaliste a publiées dans une *Revue de la Société des sciences naturelles du Mexique.* Elles sont de nature à modifier d'une manière essentielle les idées que l'on se faisait de cette métamorphose si souvent décrite. En premier lieu se trouve la réfutation de la notion reçue, que le Siredon du Mexique n'est pas sujet à la métamorphose dans sa propre patrie. VELASCO a observé lui-même le passage d'une espèce voisine, *Siredon tigrina* à l'état d'Amblystome; il a rencontré aussi des exemplaires métamorphosés de *Siredon Humboldti.* « Les Axolotl « se métamorphosent dans le lac de Santa Isabel aussitôt « que l'eau commence à disparaître, et ce desséchement « a lieu chaque année. » Ces données et d'autres semblables, nous obligent à approfondir plus encore que ce n'a été le cas jusqu'à ce jour la question de l'essence même de la métamorphose de l'Axolotl. D'après ces faits nouveaux, l'atavisme et l'arrêt de développement ne peuvent plus entrer en ligne de compte, mais bien uniquement les conditions externes et internes qui exercent une si grande influence sur les Urodèles mexicains ou européens.

Si l'on adopte l'expression de néoténie, pour la persis-

[1] Spengel, *Beobachtungen über das Leben des Axolotl in Mexiko.* — *Mittheilg. aus einem Aufsatz*, von José-M. Velasco. *Biolog. Centralbl.* Bd. II, n° 3, p. 80. Erlangen, 1882-1883.

Digitized by Google

tance de l'état imparfait des larves, il faut pourtant se hâter de distinguer la néoténie partielle de celle qui est totale. Cette singulière faculté naturelle est présentée dans toute sa force par les formes larvaires qui atteignent la maturité sexuelle. L'Axolotl en était le seul exemple connu; mais des faits analogues se présentent aussi en Europe. Tout au moins l'observation de PHILIPPI permet d'espérer qu'il en soit ainsi. Dans la vallée de Formazza, au sud d'Andermatt, 96 °/₀ des exemplaires adultes du Triton alpestre avaient conservé leurs branchies et possédaient des organes génitaux parfaitement développés; cette vallée mérite qu'on ne la perde pas de vue[1]. Les vertèbres osseuses avaient conservé chez ces animaux adultes leur caractère larvaire et étaient amphicèles. Jusqu'à présent on n'a malheureusement pas pu faire la preuve que ces Tritons se reproduisent sous cette forme, mais ce que nous pouvons dire, c'est qu'ils avaient dépassé le premier stade de leur développement et que PHILIPPI les a surpris à l'état de Siredons. SCHREIBERS nous apprend qu'il a rencontré parfois, au printemps, des exemplaires de *Triton tœniatus*, longs de 8 à 9 centimètres, avec des branchies très développées et des organes sexuels bien formés, voire même de gros ovaires remplis d'œufs, tandis que d'autres individus du même lot étaient allés à terre, parfaitement formés, quoique ne mesurant que 2,14 à 4,4 centimètres; sa communication nous apprend que ces animaux avaient passé l'hiver sous la forme larvaire[2]. FATIO[3] rapporte des observations analogues.

[1] Le fait remarquable d'un *développement progressif* de l'organisation interne malgré la rétension de la forme de Siredon, est une raison de plus pour laisser de côté le mot « d'arrêt de développement. »

[2] Ce qui est arrivé ici dans la nature, *Schreibers* a pu le réaliser dans un aquarium en maintenant ses animaux sous l'eau. *Ueber die Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders*, 1883, p. 528.

[3] Fatio, l. c., p. 552.

Digitized by Google

Dans les premiers jours du mois de juin, 1862 il a constaté également le fait de l'hivernation des larves du Triton alpestre, avec une longueur de 40^{mm}, dans un petit lac du Saint-Gothard, en Suisse. Elles ne montrèrent pas un développement bien avancé des organes générateurs, et leurs branchies étaient réduites à trois rameaux plus courts que la tête.

Ainsi donc, même en Europe, se produit ce singulier phénomène de larves de Triton qui ne vont pas encore à terre au mois de mai de la seconde année, mais restent dans l'eau sous la forme larvaire de Pérennibranches.

Le *Triton cristatus* que v. Ebner a décrit, avait une longueur de 13 centimètres, et ne fut rencontré qu'au mois de juillet; il avait non seulement passé l'hiver dans l'eau, mais avait continué ses habitudes aquatiques jusqu'au milieu de l'été. Il se trouvait à la phase de Siredon, et, qui plus est, il avait atteint la maturité sexuelle : c'était un mâle avec deux testicules et des spermatozoaires entièrement développés! voici donc encore un cas de néoténie totale en Europe.

Ces exemples seraient absolument parallèles aux phénomènes que présente *Amblystoma Weismanni*, s'il n'y manquait encore l'*experimentum crucis*, la démonstration que leurs descendants aussi conservent la forme de Pérennibranches. En attendant, il est pourtant important de retrouver en Europe la néoténie chez les larves du pays, car l'exemple de l'Axolotl cesse par là d'occuper une position exceptionnelle et devient plus compréhensible, à mesure qu'il rentre dans un fait plus général.

Quant aux larves de *Rana esculenta*, *Pelobates fuscus*, *Alytes* et *Bombinator*, qui toutes ont occasionnellement la faculté d'hiverner, elles obéissent évidemment à la même force organique. Mais d'après ce que nous en savons, cette force ne les accompagne pas jusqu'à la maturité

Digitized by Google

sexuelle. La faculté n'est que partielle. Il faudrait de nouvelles recherches pour nous apprendre jusqu'à quel point elle peut aller. Son influence s'étend non seulement à la forme du corps, mais encore aux muscles, car ceux du ventre ont conservé en partie la forme segmentaire, ceux de la queue aussi. Le nombre des myomères dépasse en tout cas le chiffre de 40; il n'était pas possible de le préciser sur l'exemplaire examiné. Le ventre est ballonné et l'intestin est encore enroulé en spirale. Chez les larves d'*Alytes* âgées de deux ans et demi, il y a encore un crâne primordial hyalin et les organes génitaux sont incomplètement formés. De plus, ces larves sont devenues cryptobranches, car, pendant la première période, elles sont phanérobranches. Outre les branchies internes, qui sont en pleine fonction, il y a encore des poumons bien développés. Les principaux organes pour la vie terrestre sont donc présents et développés et, de ce côté, il n'y aurait aucun empêchement à ce que ces animaux allassent à terre.

Voici donc de quelle façon l'on pourrait comprendre la succession ontogénique, d'après les faits connus, pour les Anoures et les Urodèles :

AMPHIBIENS

1. *Phase ontogénique*

Avec branchies externes, phanérobranches, aquatiques.

2. *Phase ontogénique (aquatiques).*

Anoures.	Urodèles.
Cryptobranches et souvent néoténie partielle, sans maturité sexuelle.	Phanérobranches, très souvent néoténie totale avec (et sans?) maturité sexuelle.

Digitized by Google

3. *Phase ontogénique*

Anoures.	Urodèles.
Poumons respirant l'air.	*a*) Poumons, respirant l'air. *b*) Respiration branchiale.

Il n'est pas possible pour le moment de discuter le nombre des espèces d'Urodèles qui atteignent régulièrement la dernière phase du développement ontogénique; mentionnons que, d'après divers observateurs, le Ménobranche est au Batrachoseps dans le même rapport que l'Axolotl à l'Amblystome. Parmi les Gymniophiones on a noté (Peters) des dimensions exceptionnelles chez des larves, par exemple de *Cœcilia compressicauda* ou *Cœcilia rostrata*[1]. Il faut donc s'attendre à rencontrer, chez les Céciliens, des cas où les larves mettent plus d'une année pour atteindre la dernière phase du développement, et dans lesquels il y a donc une néoténie partielle. Il serait difficile d'admettre que la singulière propriété que nous venons d'étudier soit limitée aux amphibiens, et qu'elle ne s'étende pas à d'autres classes, bien que sous une forme modifiée. Les lamproies, parmi les poissons, présentent comme on le sait, une phase larvaire. On ne sait pas exactement pendant combien de temps ils pourraient une belle fois y rester. Puis se dresse la question de savoir si les phases de cette vie latente des œufs, qui revêt des formes si étonnantes chez les poissons, les oiseaux et les mammifères, et se rencontre aussi chez les invertébrés[2], n'est pas une variante de cette même propriété des organismes que j'ai nommée néoténie et qui pourrait entrer

[1] Wiedersheim, *Anatomie der Gymnophionnen*, 1879.

[2] Aug. Weismann, *Beitræge zur Naturgeschichte der Daphnoiden*, Leipzig, 1879, et *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXVII-XXXIII.

Digitized by Google

en action à nn stade quelconque du développement. Si cette présomption est justifiée, l'on pourra présumer que le même pouvoir existe chez des organismes appartenant au règne végétal.

Il n'y a que quelques mois, qu'un travail de Brefeld [1] a vu le jour, dans lequel il est démontré que les différentes formes de levures, que l'on avait décrites jusqu'à présent comme espèces indépendantes, sous le nom de torules, ne sont, à tout prendre, que les fructifications gonidiennes d'autres champignons.

La multiplication des levures se continue pendant des générations sans nombre, sans passer à d'autres formes, tant que les solutions contiennent assez de nourriture : nous assistons donc ici, chez les plantes, à un phénomène analogue à celui qui se passe entre l'Axolotl et l'Amblysme, ou bien encore, entre les Tritons d'Andermatt et leurs plus proches parents terrestres.

Bâle, le 15 octobre 1883.

[1] O. Brefeld, *Botanische Untersuchungen ueber Hefenpilze.* Heft, V. die Brandpilze. Leipzig, 1883-84.

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

L'ŒUF ET SES ENVELOPPES

CHEZ LES TUNICIERS

PAR

le Dr HERMANN FOL

Avec les Planches VII et VIII.

Il est, en histoire naturelle comme ailleurs, des questions qui ont été souvent examinées, sans qu'aucune solution satisfaisante ait réussi à s'imposer. L'on tourne dans un cercle ; les opinions les plus contradictoires continuent à se faire jour, sans qu'aucune d'entre elles puisse produire des preuves suffisantes pour faire définitivement abandonner les autres. C'est ce qui se voit surtout, lorsqu'un point important, qui contient la solution cherchée, a constamment été négligé. Dans ces conditions, les opinions peuvent bien renfermer une part de vérité, mais elles ne sauraient satisfaire l'esprit. Pareille chose est arrivée dans les recherches relatives à l'origine de l'ovule et de ses enveloppes chez les tuniciers ; chacun passait à côté du point important sans y reconnaître la clef de la position.

Digitized by Google

Chez la plupart des tuniciers, l'œuf est entouré de deux couches bien distinctes, tant par leur aspect que par leur origine. Ce sont l'enveloppe folliculaire et celle du testa larvaire. Cette dernière a eu le privilège d'attirer presque exclusivement l'attention des naturalistes; pour elle, ils ont délaissé l'autre, la première en date et, généralement parlant, la plus intéressante. Quelques-uns même ont commis la faute de confondre ces deux couches de revêtement, pourtant si distinctes, et leur ont attribué la même origine, tombant ainsi dans une erreur évidente. Il sera donc nécessaire, avant toute chose, de nous entendre sur la signification des mots que nous allons employer, de préciser les rapports des parties; il nous faudra exclure toute ambiguïté, quant aux caractères des éléments, avant de rechercher leur origine.

Parmi tous les tuniciers que j'ai étudiés, je n'en ai rencontré aucun qui fût aussi propice à ce genre de recherches que la *Ciona* (*Phallusia*) *intestinalis;* les diverses enveloppes de l'œuf ne sont nulle part aussi faciles à distinguer ni aussi complètes que chez cette espèce. C'est une forme dont toutes les autres peuvent facilement se déduire par simplification, et si nous connaissons une fois l'origine des parties chez le type que nous avons choisi, les autres types ne pourront plus nous faire la moindre difficulté.

L'œuf de *Ciona intestinalis*, arrivé à maturité (Pl. VII, fig. 7), tel qu'on le rencontre souvent dans l'ovaire d'individus adultes et en pleine saison de reproduction, se compose de la cellule-œuf et des enveloppes. La cellule comprend un vitellus, granuleux dans toute son étendue, et un noyau ou vésicule germinative, avec son nucléole ou tache germinative et son réseau intranucléaire. Le nucléole est unique; il est très volumineux, à peu près sphérique, et réfracte si fortement la lumière, qu'il saute aux yeux

Digitized by Google

même sans l'addition d'aucun réactif. Dans des préparations au baume de Canada, il se montre creusé d'une quantité de très petites vacuoles, toutes situées dans sa région centrale (Pl. VII, fig. 3); la partie périphérique ou corticale du corpuscule reste hyaline et homogène. Ces vacuoles ne se montrent pas chez le vivant, ni dans des préparations montées à la glycérine, directement après le fixage par les acides. On les voit apparaître seulement après l'action de l'alcool absolu et des essences. Il est donc évident que ce sont des produits artificiels, résultant de la contraction inégale de la substance du nucléole sous l'influence de liquides déshydratants. Elles ne sont cependant pas absolument dépourvues d'intérêt, car elles dénotent une texture particulière de la substance dans laquelle elles font leur apparition. Si cette matière était homogène, il se formerait une seule vacuole centrale de forme irrégulière; au lieu de celà nous voyons apparaître des cavités très petites, toutes séparées les unes des autres, et à peu près invariables par la forme et la dimension. Le nombre seul varie suivant la grosseur du nucléole, et aussi suivant que le traitement a été conduit avec plus ou moins de prudence. Il faut donc qu'il existe une structure réticulée, que l'on devine, sans la voir directement, et qui dicte aux excavations artificielles les dimensions qu'elles ne peuvent dépasser, et un arrangement régulier répondant aux mailles du réseau. Je me borne à signaler un fait facile à vérifier, sans entrer dans une discussion détaillée de ces questions si délicates, qu'on ne peut les trancher sans en avoir fait l'objet de recherches toutes spéciales. Il ne faut pas confondre ces vacuoles très petites avec la tache claire beaucoup plus grande que l'on remarque dans les nucléoles, traités par les méthodes les plus diverses, et examinés dans l'eau ou dans la glycérine. Ce n'est pas une véritable vacuole, mais un espace occupé

Digitized by Google

par une substance un peu moins réfringente que celle qui constitue la couche externe du nucléole. La tache germinative se compose donc de deux substances, dont une, corticale, plus réfringente, et une, médullaire, moins brillante. C'est cette dernière qui se creuse dans l'alcool absolu, des petites cavités décrites ci-dessus.

Le réseau nucléaire de la vésicule germinative est riche et régulier, jusqu'au moment où la vésicule germinative va disparaître, c'est-à-dire à maturité complète; mais si net que soit ce réseau, chez un œuf qui ne se prépare pas encore à l'expulsion d'une partie de sa vésicule germinative, après traitement par n'importe quel réactif durcissant, je n'ai jamais pu réussir à le voir chez l'œuf vivant et inaltéré. Même sur des objets bien isolés, éclairés avec le condensateur d'Abbe et examinés avec un objectif à immersion homogène de $^1/_{12}$ de pouce de Zeiss, il m'a été impossible d'en découvrir la moindre partie ; et pourtant une goutte d'acide acétique ou chromique le met presque instantanément en évidence. Faut-il admettre que cette structure, si constante et si régulière, ne soit pas préformée, et que les réactifs la créent de toutes pièces? Je ne le pense pas, car je connais d'autres œufs chez lesquels une texture analogue est faiblement visible chez le vivant et gagne en netteté, sous les yeux de l'observateur à mesure que le réactif fait sentir son action. L'on peut admettre que ce qui est si faiblement visible dans un cas, ne le soit pas du tout dans un autre, par suite d'une différence encore plus minime dans les pouvoirs de réfraction des parties à l'état de vie, tandis qu'il répugne de penser que les réactifs puissent créer de toutes pièces une structure semblable à celle qui est préformée dans d'autres cas. Je m'appuie surtout sur les images fournies par ceux des agents fixateurs, qui me sont connus pour ne pas modifier l'image histologique d'une manière appréciable. Ce sont

Digitized by Google

le mélange chromo-osmique et le perchlorure de fer. Ces deux réactifs font apparaître un réseau à mailles larges et régulières, tandis que l'acide acétique simple donne à tout le contenu du noyau une texture granuleuse qui ne semble pas naturelle et diffère entièrement de ce que l'on aperçoit chez d'autres œufs vivants; cet acide change tout le nucléoplasme indistinctement en un caillot granuleux et uniforme.

Le vitellus de l'œuf ovarien mûr de *C. intestinalis* est chargé de granules lécithiques uniformément distribués, et si serrés, qu'il n'est guère possible de discerner une texture dans le protoplasme qui les tient en suspension. En tout cas, ces granules ne sont pas disposés suivant des lignes rayonnantes, qui indiqueraient une disposition analogue du protoplasme cellulaire. Nous aurons à décrire cet arrangement pour des ovules beaucoup plus jeunes; chez l'œuf mûr il fait évidemment défaut.

La surface du vitellus est occupée par une couche continue de corpuscules arrondis, à contours parfaitement nets. Ces corpuscules s'aplatissent un peu à leurs surfaces de contact, et leur face externe est également aplatie par contact avec la membrane vitelline. Chaque globule contient plusieurs granulations d'un jaune verdâtre, noyées dans une masse réfringente, et se trouve entouré d'une membrane parfaitement distincte. Mais le noyau est absent, et aucune coloration ne peut le mettre en évidence. Cette couche est précisément celle dont les naturalistes se sont tant occupés et qu'on désigne communément sous le nom de *cellules du testa*. Cette dénomination n'est pas juste et ne satisfait personne; ce ne sont pas des cellules et elles ne donnent pas naissance au testa de l'adulte. Je pense donc que l'on ne m'en voudra pas si je remplace ce terme fautif par celui de *globules du testa larvaire*, ou plus simplement de *globules granuleux*, à cause de leur contenu.

Digitized by Google

Ces globules sont absolument incrustés dans la surface du vitellus, dont rien ne les sépare. Si l'on vient à soulever cette couche par les manipulations, on voit la surface vitelline présenter un contour découpé, les saillies répondant aux intervalles entre les globules granuleux, et les échancrures à ces globules eux-mêmes; ce sont donc les alvéoles dans lesquelles ces globules étaient logés. Si l'œuf avait subi le contact de l'eau de mer avant d'être durci, la couche des globules se serait complètement séparée du vitellus, dont la surface se serait égalisée.

La couche des globules est entourée extérieurement par une membrane continue et parfaitement nette. Les zoospermes ont à traverser cette membrane lors de la fécondation; il faut donc, de deux choses l'une : ou qu'elle soit assez molle pour se laisser traverser, ou bien qu'elle présente des ouvertures micropylaires. Je ne saurais me prononcer entre ces deux alternatives. Cette membrane est celle qui est le plus souvent désignée sous le nom de membrane vitelline. Elle a effectivement pris naissance à la surface du vitellus, avant la formation des globules granuleux; mais il ne faut pas perdre de vue que la cellule-œuf s'entoure, immédiatement après la fécondation, d'une nouvelle membrane située en dedans de la couche des globules et qui mérite le nom de membrane vitelline à bien plus juste titre. Nous n'hésitons donc pas à nous joindre à ceux des auteurs qui ont donné à la première de ces membranes le nom de *chorion*.

La face extérieure du chorion est garnie d'une nouvelle couche de cellules, véritables cette fois, celle des *cellules papillaires*, ou *spumeuses*. La première de ces désignations n'est applicable qu'à un petit nombre d'Ascidies, chez lesquelles ces cellules prennent en effet la forme de petites papilles, après la ponte; tel est le cas en particulier de notre *C. intestinalis*. Le qualificatif de spumeux est

Digitized by Google

applicable à un plus grand nombre d'espèces, car l'apparition de vacuoles dans ces cellules est un fait très commun, sans être tout à fait général. J'emploie ces termes, faute d'en avoir trouvé un qui fût à la fois caractéristique et applicable à tous les cas. Pendant la période que nous considérons du développement de l'ovule, ces cellules sont munies chacune d'un noyau assez petit, comparativement au diamètre total de la cellule. Le protoplasme cellulaire est remplacé ici par une masse spumeuse, comparable en très petit à de la moelle de sureau. Tout l'espace cellulaire est occupé par des vacuoles qui se touchent toutes et ne sont séparées que par de minces parois, en apparence rigides et sans texture. Le noyau a une teinte mate qui le fait trouver à première vue. Traité par les réactifs fixateurs et colorants, il se montre composé d'une enveloppe qui prend le carmin et d'un réseau intranucléaire très pauvre et portant tous les caractères de la décrépitude. Les quelques filaments irréguliers qui restent ont cependant encore conservé la faculté de retenir la couleur. Ce sont des noyaux incontestables, comme le démontre l'étude de ces mêmes éléments pendant leur jeunesse. Ajoutons que nos cellules sont limitées extérieurement par une membrane qui semble très distincte à première vue, mais qui se confond en réalité avec les parois des vacuoles les plus superficielles.

Nous en venons enfin à la couche la plus externe de cet ensemble complexe qui constitue l'œuf ovarien mûr. Il s'agit d'une lame mince, formée de cellules très aplaties, rubanées, reliées entre elles par leurs bords, en un mot un épithélium pavimenteux mince. Les limites des cellules ne sont visibles qu'en certains endroits, tant leur union est intime. Je ne doute pas qu'on ne puisse mettre ces limites en évidence par l'emploi du nitrate d'argent, mais j'ai négligé de faire cette expérience. Du reste, le nombre

Digitized by Google

et la situation des éléments cellulaires est marquée par les noyaux qui indiquent approximativement le centre de chaque cellule, et qui sont très faciles à voir. Ces noyaux sont munis d'un réseau et d'un nucléole et prennent bien le carmin. Je donne à cette couche, généralement négligée par les auteurs, le nom d'*enveloppe folliculaire*. Il est à craindre, il est vrai, que ce terme ne donne lieu à des confusions, puisque les auteurs l'ont généralement appliqué à la couche que nous nommons papillaire, mais c'est le mot propre; et puis les deux couches en question sont souvent confondues en une seule, qui prend alors à bon droit le nom que nous n'appliquons dans le cas particulier qu'à la plus externe des deux.

En résumé, l'œuf de *Ciona intestinalis*, arrivé au degré de maturité qu'il peut atteindre avant de quitter l'ovaire, se compose de la cellule œuf avec son noyau, son réseau, son nucléole, son vitellus; puis d'une couche de globules granuleux encore incrustés dans la surface du vitellus, d'un chorion membraneux, d'une couche de cellules spumeuses ou papillaires et enfin d'un épithélium pavimenteux que nous nommons la couche folliculaire membraniforme.

Nous allons prendre successivement ces diverses parties pour en étudier l'origine et le mode de formation.

LA CELLULE-ŒUF.

Pour trouver les ovules à leur origine, il faut s'adresser à des individus très jeunes. Les bourgeons destinés à devenir des citoyens de la colonie et à se reproduire par la voie sexuelle, chez les Ascidies composées et chez les Pyrosomes, sont très commodes pour cette recherche; mais ils présentent l'inconvénient que les ovules sont souvent

Digitized by Google

formés déjà dans l'individu bourgeonnant et transmis tels quels au bourgeon ; tel est le cas de *Pyrosoma*, de *Salpa*, et de diverses Synascidies. Chez *Clavelina*, d'après SEELIGER (23), les ovules, que l'on trouve dans des bourgeons très jeunes, descendent de cellules mésodermales, qui seraient identiques aux globules du sang de l'adulte. Le courant sanguin de l'individu bourgeonnant déposerait ces globules à l'endroit où l'ovaire va se former, grâce à un remous produit par l'anse intestinale, et comme le sang, toujours d'après SEELIGER, tire ses éléments figurés de la queue de la larve, chez l'individu issu de l'œuf, il en résulte qu'en dernière analyse, les ovules que produit une génération seraient des fragments de la queue larvaire de la génération précédente. Si ingénieuse que soit cette théorie, elle a le double défaut de ne s'accorder nullement avec les faits connus, pour les tuniciers propices à des études de ce genre, de se heurter du front à toutes les notions si laborieusement acquises sur l'origine des produits sexuels chez d'autres animaux, et surtout de ne reposer que sur des observations évidemment très superficielles. Je n'ai pas suivi la formation première des ovules chez le genre *Clavelina*, mais je doute fort que les choses se passent ici autrement que chez les Salpes et les Pyrosomes, où l'ovaire dérive d'un blastème cellulaire appartenant au mésoderme, et dont on peut facilement démontrer la continuité avec les tissus mésodermiques de l'individu qui porte le bourgeon.

Sous quelle forme se présente à nos yeux l'ovule très jeune, pris à l'époque où l'on commence à discerner quel sera son rôle ultérieur ? Pour SEELIGER, ce serait un simple amas de protoplasme ; voici du moins ce qu'il en dit : « on ne peut encore y reconnaître nettement un grand « noyau ; la substance nucléaire semble bien plutôt dis- « persée sous forme de quelques grosses granulations

Digitized by Google

« parmi le protoplasme plus finement granuleux. » On retrouverait des cellules ainsi faites, jusque dans l'ovaire mûr. Ensuite les granulations se réuniraient en un noyau « pas tout à fait central, » qui serait donc un résultat de l'agglomération de granulations ! Ce noyau ne serait pas encore la vésicule germinative, mais serait seulement destiné à former la masse principale du nucléole de la tache germinative; la majeure partie du protoplasme de la cellule mésodermale constituerait le *soi-disant* noyau de la cellule-œuf. Une petite partie seulement de la couche périphérique de cette cellule, avec l'adjonction des cellules avoisinantes deviendrait le vitellus. Il y aurait donc de la substance nucléaire dans toutes les parties de l'ovule, sauf dans son noyau, et pour qu'il n'y ait pas de méprise possible, toutes ces idées renversantes sont condensées dans un tableau synoptique avec accolades, croix, astérisques et le reste. Plus tard encore, le protoplasme de l'ovule augmente et devient granuleux.

Est-il nécessaire de faire ressortir tout ce que ces données de Seeliger contiennent d'hérésies histologiques? Des ovules qui ne dérivent pas de cellules nucléées, mais de globules sanguins dépourvus de noyau, voilà des faits qui seraient absolument nouveaux pour la science s'ils étaient avérés. Mais au lieu des preuves détaillées qui seraient indispensables pour faire admettre la réalité des choses décrites, nous ne trouvons, dans le petit travail cité, que la preuve d'une vivacité d'imagination tout au plus excusable chez un débutant.

En opposition complète avec ces résultats sont ceux que Sabatier (26) vient de livrer à la publicité. Pour le savant de Montpellier, l'ovaire très jeune de *Ciona intestinalis* ne contient que des noyaux plongés dans une substance intermédiaire continue. Si cette substance était du protoplasme, destiné à se scinder en autant de parties

Digitized by Google

qu'elle renferme de noyaux, la chose paraîtrait fort admissible et même naturelle, puisqu'une masse nucléée commune a été décrite pour l'ovaire de beaucoup d'animaux, en particulier par VAN BENEDEN. Mais ce n'est pas ainsi que SABATIER conçoit le processus; pour lui, la masse intermédiaire n'est pas un sarcode destiné à se scinder en autant de territoires qu'il y a de noyaux, mais simplement une substance fondamentale de tissu conjonctif. Au sein de cette masse, les noyaux « s'entourent d'une couche, « d'abord très mince, de protoplasme qui se distingue de « la substance fondamentale du tissu conjonctif parce « qu'il est très clair, hyalin, et dépourvu de granula- « tions. » Ainsi donc, des noyaux dispersés dans une substance inactive, et plus tard des couches de protoplasme qui se forment autour de ces noyaux, soit spontanément, ce qui n'est guère admissible, soit aux dépens des noyaux eux-mêmes. L'auteur ne précise pas sa pensée à cet égard. Le tissu conjonctif qui donnera naissance aux ovules est entouré d'une couche à caractère épithélial, qui ne prend aucune part à la formation des éléments reproducteurs.

Cette manière de comprendre l'ovogénèse diffère en un point important de celle de ROULE et de la mienne. D'après un mémoire de ROULE (24), antérieur à celui de SABATIER, « l'ovaire est tapissé extérieurement par l'en- « dothélium péritonéal de la cavité générale; sa substance « est un lacis de travées conjonctives irrégulières, limitant « de vastes espaces remplis d'œufs à tous les états de « développement. » Plus tard, le même auteur, revenant sur ce sujet (27), développe sa pensée en ces termes : « les ovules dérivent des cellules endothéliales; celles-ci « grossissent peu à peu et évoluent à peu près directe- « ment, chacune en un ovule, sans subir de segmenta- « tions bien nombreuses ou même parfois sans se diviser.

Digitized by Google

« Le noyau de l'ovule jeune est très gros, et c'est là, du « reste, un caractère commun à la plupart des cellules « jeunes, mais on ne peut supposer qu'il constitue à lui « seul l'ovule tout entier. La cellule endothéliale, qui, « soit directement, soit après quelques segmentations, se « transforme en ovule, possède autour de son noyau une « couche de protoplasme et une membrane enveloppante « externe; celle-ci devient la membrane vitelline très « mince, pendant que le protoplasme et le noyau, aug- « mentant de volume, constituent le vitellus ovulaire et la « vésicule germinative. » Il n'y a pas à se méprendre sur le sens de ces passages: ROULE fait provenir les ovules de cellules mésodermales, distinctes dès l'origine, et ne les dérive pas de noyaux libres suivant la théorie de VILLOT et de SABATIER.

Pour ma part, j'ai bien rencontré, chez les individus très jeunes, des masses où les noyaux semblaient plongés dans une substance commune; mais par places, les limites des territoires étaient très visibles, surtout sur des objets fixés avec le mélange de FLEMMING ou mieux encore dans le perchlorure de fer. Sachant combien il est souvent difficile de distinguer les limites de cellules embryonnaires, dans des cas où ces limites existent positivement, je me sens naturellement porté à donner beaucoup plus d'importance à une observation positive des limites des éléments histologiques, qu'à des résultats négatifs. En tous cas, la substance dans laquelle les noyaux sont plongés, même dans des ovaires très jeunes, est bien incontestablement du sarcode, et non une masse conjonctive intercellulaire; les réactions chimiques ne me laissent aucun doute à cet égard. L'acide acétique rend cette substance granuleuse, sans la faire gonfler; l'acide osmique la fait noircir très sensiblement; elle retient une quantité notable de carmin après le traitement de GRENACHER, et prend

Digitized by Google

une coloration bleu-violacé dans des solutions d'hæmoxyline, même très diluées. Quand même cette substance ne serait pas encore nettement divisée en territoires cellulaires, ce n'en est pas moins celle qui formera le corps des cellules; les noyaux ne cessent pas un seul instant d'en être enveloppés et ne sont jamais libres. A cet égard je me range entièrement à l'opinion de PFLÜGER et de VAN BENEDEN, et ne puis faire aucune concession à celle que soutient SABATIER.

Les ovules des Ascidies ne paraissent pas se multiplier par division, à partir du moment où leur qualité est nettement reconnaissable; je n'ai, tout au moins, jamais rencontré parmi eux de figures kinétiques ni d'amphiasters. Il est donc probable que la multiplication a lieu à une époque où ils ne se distinguent pas encore facilement des cellules mésodermales ordinaires. Les jeunes ovules ont un réseau nucléaire plus serré et plus régulier, que ce ne sera le cas dans la suite.

Dans des questions un peu difficiles, comme celle qui nous occupe, je ne connais pas de meilleur moyen d'arriver à une solution définitive, que de s'adresser aux formes inférieures et simples, chez lesquelles les constatations deviennent plus aisées, le principal se sépare de l'accessoire et le doute disparaît. C'est ce qui arrive lorsque, laissant de côté les Ascidies à l'organisation complexe, l'on prend les Appendiculaires pour sujet d'études. Ici l'ovaire d'individus très jeunes se compose d'un très petit nombre de cellules bien distinctes les unes des autres et possédant chacune son noyau et son protoplasme; plus tard, ces cellules se multiplient très rapidement par des divisions répétées, et à cette époque il est souvent impossible de distinguer les limites de chaque élément histologique. Faut-il admettre qu'après avoir été distincts, ces éléments se soient réellement fusionnés pour se séparer plus tard à nouveau?

Digitized by Google

N'est-il pas bien plus naturel de croire que les limites s'effacent optiquement sans cesser d'exister? Des phénomènes tout à fait analogues ont été observés depuis longtemps chez des œufs en voie de fractionnement. Dans la phase qui succède à chaque partage, les éléments s'affaissent les uns contre les autres et les lignes de séparation deviennent si indistinctes, qu'on les perd de vue et que d'excellents observateurs ont cru à une fusion réelle. L'erreur a été reconnue et je ne doute pas qu'il n'en soit un jour de même pour l'ovulation des Ascidies.

LES ENVELOPPES FOLLICULAIRE ET SPUMEUSE

Une grande difficulté dans l'appréciation des descriptions des auteurs provient de ce qu'un grand nombre d'entre eux confond les deux couches, pourtant si distinctes, dont l'œuf est entouré, à savoir le follicule, qui est lui-même souvent scindé en deux assises, et les globules du testa larvaire. Cette confusion regrettable reparaît jusque dans les travaux les plus récents; l'on a appris, il est vrai, à distinguer ces deux genres d'éléments, mais on admet que leur génèse doit être la même. Cela n'est pas exact; nous verrons que l'origine première ne diffère pas moins que la structure. Pour éviter le retour de semblables erreurs, nous allons consacrer un chapitre spécial à chacune de ces enveloppes, et nous verrons que ce qui est vrai de l'une ne l'est pas pour l'autre. Je demande pardon au lecteur de mon insistance; il en trouvera plus loin la justification.

Krohn (1) est le premier auteur qui ait décrit avec exactitude l'enveloppe papillaire; l'œuf mûr de *Phallusia* (*Ascidia*) *mamillata* est entouré, déjà avant la fécondation, d'une couche de papilles, dont chacune serait formée

Digitized by Google

d'une aggrégation de cellules ou vésicules transparentes et dépourvues de noyaux. KOWALEVSKY (2) n'insiste pas sur ces éléments de l'enveloppe, et se borne à dire que leur forme varie beaucoup, suivant les espèces, et qu'ils se détachent bientôt après la ponte. Ils adhèrent à la surface externe d'une coque dure. STEPANOFF (3) est le premier auteur qui se soit occupé de l'origine des cellules du follicule; malheureusement, ses données sont en désaccord complet avec les faits que chacun peut constater à première vue; à l'en croire, l'ovule serait entouré progressivement par l'enveloppe folliculaire, en commençant par son point d'attache contre la paroi de l'ovaire, pour s'étendre peu à peu au reste de sa surface. Les cellules de l'enveloppe renferment quelques granulations foncées, mais elles n'ont ni noyau ni membrane. D'après ceci il semblerait que le zoologiste russe a eu en vue les globules granuleux; mais la figure représente les cellules folliculaires assez reconnaissables pour que l'erreur ne soit pas possible. La suite de la description se rapporte évidemment aux globules du testa; d'où il résulte que l'auteur a fait une confusion évidente, identifiant à tort le follicule des ovules jeunes avec le testa des ovules plus avancés. En effet, d'après STEPANOFF, lorsque les cellules enveloppantes ont atteint un diamètre de 36 μ, elles se fusionneraient en une couche continue : l'enveloppe de gelée, dans laquelle on distinguerait, encore pendant longtemps, les granulations que renfermaient les cellules constituantes. Il n'y a pas, pour notre auteur, de chorion autour de l'œuf mûr, ni d'enveloppe garnie de papilles. L'espèce étudiée étant, au dire de l'auteur, la *Phallusia* (*Ciona*) *intestinalis*, il semble inconcevable que les papilles, pourtant si apparentes, aient pu lui échapper entièrement. J'aime mieux croire à une erreur de détermination d'espèces qui lui aura fait prendre pour la *C. intestinalis*, quelque ascidien à enveloppe ovulaire plus simple.

Digitized by Google

Avec KUPFFER (7) nous revenons aux saines traditions d'exactitude inaugurées par KROHN. Sa description commence par les ovules dont le vitellus va commencer à se troubler, en commençant par la partie voisine de la vésicule germinative. Ces œufs-là, chez l'*Ascidia canina* qui a servi à ses études, sont entourés d'une membrane mince, en dedans de laquelle se voient des cellules aplaties, fusiformes de profil : les cellules folliculaires. Aucune membrane ne s'interpose entre ces éléments et la surface vitelline. Pendant que le vitellus se charge de granulations lécithiques, ces cellules s'étendent dans l'espace compris entre sa surface et la membrane externe, qui est ici désignée sous le nom d'enveloppe folliculaire, et prennent la forme cubique. Leur protoplasme se remplit de vacuoles et subit une dégénérescence vésiculeuse. La membrane cellulaire devient de plus en plus nette, et, au côté interne, elle se réunit, d'une cellule à l'autre, pour former une membrane continue : la membrane vitelline ou chorion. Le noyau de ces cellules est compacte, d'après KUPFFER, et devient de plus en plus réfringent. L'acide acétique lui donne l'aspect d'une vésicule, semblable à celles du corps cellulaire, mais de dimensions un peu supérieures. Quand l'œuf est parvenu dans l'oviducte, les cellules du follicule ont pris la forme de papilles très allongées.

GANINE (5) parlant des Ascidies composées du genre *Botryllus*, nous dit seulement que l'embryon, en voie de développement, est entouré de trois enveloppes, dont les deux plus externes nous intéressent seules en ce moment. La première serait fournie par la peau de l'organisme maternel. La seconde, située en dedans de la première, serait la capsule de l'œuf, fournie par l'ovaire, et semblerait correspondre à l'enveloppe papillaire des Ascidies simples.

Le second travail de KOWALEVSKY sur le développe-

Digitized by Google

ment des Ascidies (6) contient le début de la longue et stérile discussion sur l'origine des globules du testa larvaire. Quant aux cellules du follicule, il n'en a pas recherché la provenance, et n'ajoute que peu de chose aux faits déjà connus. Ses figures d'ovules jeunes, avec les cellules lenticulaires du follicule à leur surface, et celles d'œufs mûrs, avec ces mêmes cellules, devenues écumeuses, et présentant un noyau central, s'accordent parfaitement avec celles de KUPFFER. Ce dernier, revenant encore une fois sur ce sujet (7), nous apprend que les sept espèces d'ascidiens, qu'il a trouvées dans la Baltique et dans la mer du Nord, ont l'œuf mûr entouré d'une couche continue de cellules folliculaires, le plus souvent papilliformes, et à contenu écumeux. Chez les trois espèces de *Cynthia* et les trois espèces de *Molgula*, rencontrées dans les mêmes localités, ces mêmes cellules ont une forme hémisphérique et non papillaire, et leur contenu est compacte et nullement spumeux. SEMPER (11) n'a pas, non plus que ses prédécesseurs, examiné la question de l'origine des cellules du follicule ; mais, ainsi que KROHN et que KUPFFER, il les distingue très bien des globules du testa. Le savant de Würzburg représente des ovules très jeunes de *Molgula nana*, *Phallusia* (*Ciona*) *pedunculata*, *Cynthia depressa*, *Clavelina vitrea*, comme entourés d'un nombre, d'abord restreint, ensuite croissant de cellules plates, fusiformes de profil, munies de noyaux bien évidents; plus tard, ces cellules prennent une épaisseur uniforme et forment une couche continue. Leur protoplasme se creuse de vacuoles ; tel est le cas en particulier de *Molgula nana*. Ce phénomène peut donc se présenter chez certaines molgulides, contrairement à ce que les résultats de KUPFFER semblaient indiquer. Il ne s'observe pas chez l'*Anurella roscovita*, molgulide qui a fait l'objet de l'une des belles monographies de LACAZE-DUTHIERS (12). Ce chercheur

Digitized by Google

infatigable a tâché de se rendre compte de l'origine première des cellules en question, et a cru la trouver dans des corpuscules sphériques, transparents, qui entourent les œufs jeunes et rempliraient tous les interstices qu'ils laissent entre eux. Autour d'ovules plus avancés, ils se mettent en couche continue, deviennent hexagonaux par pression réciproque, et leur partie centrale apparaît bientôt comme un noyau nettement circonscrit. De Lacaze-Duthiers insiste sur le fait qu'elles se trouvent en dehors de toute membrane appartenant à l'œuf. L'ovule du Pyrosome n'échappe pas à la règle, car, d'après Kowalevsky (13), il est entouré d'une couche aplatie de cellules qu'on doit, dit-il, considérer comme un follicule; le dessin qui accompagne cette description représente un ovule déjà très avancé dans son développement. L'origine de la couche n'a pas préoccupé notre auteur.

Ainsi donc, une longue série de zoologistes a passé à côté du sujet que nous allons aborder, sans s'en préoccuper le moins du monde; quelques-uns seulement l'effleurent en passant, avec l'idée préconçue que le follicule dépend du stroma de l'ovaire et que les cellules qui le composent sont contemporaines des ovules.

Tel était l'état de la question, lorsqu'en 1877 (16) je fis connaître le résultat de mes recherches à cet égard. La notice, dans laquelle ces observations sont décrites, paraissant peu connue, même à des auteurs qui se sont occupés spécialement de ce sujet depuis moi, je vais en transcrire les passages les plus importants et donner la figure qui s'y rapporte :

« Les ovules les plus petits et, par conséquent, les « plus jeunes chez *Phallusia* (*Ciona*) *intestinalis*, ont une « grande vésicule germinative avec sa tache, et un vitel- « lus relativement considérable et parfaitement transpa- « rent ou uniformément et finement granuleux, suivant le

Digitized by Google

« choix du liquide durcissant. Un peu plus grands, les « ovules ont un vitellus relativement plus épais et bordé « d'une ou de plusieurs cellules folliculaires plates. Dans « l'intérieur de ce vitellus, qui est encore parfaitement « transparent dans des préparations à l'acide picrique ou « osmique, l'on distingue presque toujours un ou plu- « sieurs corpuscules, dont les contours tranchent nette- « ment sur le vitellus environnant. Souvent l'on trouve « un de ces corpuscules accolé à la face externe de la « vésicule germinative, tandis que d'autres sont à moitié « chemin pour atteindre la surface du vitellus et d'autres « encore ont atteint cette surface ou en sont plus ou moins « complètement sortis (voy. la fig. A). »

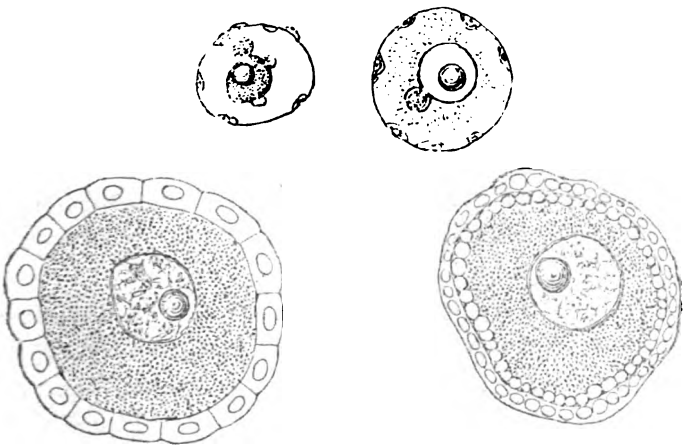


Fig. A, ovules de *Ciona intest.* à quatre points de leur développement.

« En examinant des ovules un peu plus gros, l'on « trouvera que le nombre de ces corps en voie de forma- « tion va en augmentant, tandis qu'il est plus faible chez « des ovules plus avancés encore. Chez des œufs qui « commencent à devenir opaques, et même auparavant, « l'on ne rencontre plus aucune de ces cellules dans l'in-

Digitized by Google

« térieur du vitellus. Pendant tout ce temps, le nombre « des cellules folliculaires qui, à l'origine, était égal à « zéro, va en croissant jusqu'à ce que le chiffre définitif « soit atteint, un peu avant le moment où le vitellus com- « mence à se troubler. Si l'on songe que les cellules du « follicule n'ont jamais été vues se multipliant par divi- « sion ; si l'on tient compte de ce fait que des ovules très « jeunes renferment souvent dans leur intérieur une de « ces cellules, tandis qu'il ne s'en trouve encore aucune à « la surface, l'on ne pourra guère douter que ces cellules « qui prennent naissance dans l'intérieur de l'ovule ne « soient les cellules folliculaires en voie de formation. « Cette présomption se change en certitude lorsqu'on « étudie avec soin le mode de développement des cellules « en question. »

« Dans l'état le moins avancé, elles se présentent sous « forme d'une petite accumulation de substance granu- « leuse touchant la paroi de la vésicule germinative. « Quand elles sont plus grosses, l'on voit une petite ex- « croissance creuse de la paroi de la vésicule pénétrant « au milieu de la cellule. Plus tard encore, elles ont « atteint à peu près leur volume normal et sont encore « placées à côté de la vésicule germinative qui est rede- « venue simplement sphérique; dans leur intérieur, l'on « distingue un petit noyau. Puis on les trouve plus ou « moins écartées de la vésicule germinative, et enfin sor- « tant du vitellus. Un ovule présente parfois trois ou qua- « tre de ces cellules en voie de formation, mais le plus « souvent seulement une ou deux. Les cellules du testa « se forment plus tard, au moment où le vitellus est de- « venu opaque, par le procédé fort bien indiqué par « KUPFFER et autres. »

« De ces faits, il résulte que les cellules folliculaires « ont leur origine dans les accumulations de protoplasma

Digitized by Google

« qui se forment, aux dépens du vitellus, à la limite de la « vésicule germinative. Le noyau de ces cellules paraît « dériver de la vésicule. Elles se forment successivement « pendant la première période de croissance de l'ovule, « et arrivent l'une après l'autre à la surface. Elles n'ont « rien de commun ni avec les cellules du testa, qui se « forment plus tard, ni surtout avec les sphérules de re- « but qui apparaissent ici au nombre de deux, après la « disparition de la vésicule germinative, et prennent nais- « sance par le procédé de division cellulaire. »

Il ne semble pas que la description que je viens de citer au long puisse prêter à des équivoques; les personnes qui attribuent aux cellules du testa la description que j'avais donnée de l'origine des cellules du follicule, ne paraissent pas avoir lu mon mémoire, ou si elles en ont oublié la teneur, elles auraient peut-être mieux fait de s'abstenir de le critiquer, en s'imposant la tâche facile de réfuter des opinions fausses que je n'ai jamais songé à soutenir. Du reste, un résumé fidèle de mon travail a été fait par R. Hertwig, dans les *Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie.*

Les auteurs plus récents se sont peu occupés de cet intéressant sujet. J. Playfair Mac Murrich (21) donne à ses lecteurs un résumé bref mais exact de mes opinions, sans se prononcer sur leur justesse.

Seeliger (23) n'en a nulle connaissance. Le naturaliste autrichien est d'avis que l'ovule croît de bonne heure par l'adjonction de cellules mésodermales avoisinantes qu'il mangerait, soit directement, soit après que ces cellules se seraient fusionnées entre elles, pour servir de pabulum à l'ovule le plus voisin. Une partie de ces cellules mésodermales échappe, comme par miracle, à l'appétit féroce des ovules, et vient imprudemment s'appliquer contre sa surface pour le protéger et constituer son enveloppe follicu-

Digitized by Google

laire. L'ovule en mange cependant encore quelques-unes avant de se tenir pour satisfait. Les premières cellules du follicule s'étalent beaucoup et deviennent très minces ; dans leur intérieur, « la substance nucléaire se concen- « tre, » puis ces cellules se multiplient par division et adjonction de cellules nouvelles et leurs limites s'effacent de plus en plus, jusqu'à ne former qu'une couche épaisse de protoplasme granuleux, où il n'y a plus que les noyaux qui soient distincts. Le seul motif, que l'auteur fasse valoir en faveur de sa théorie carnivore, est que les ovules jeunes renferment souvent des granulations « qui ne peuvent être que les nucléoles d'autres cellules. » Les cellules en voie de formation endogène, à supposer qu'il en ait rencontrées, pourraient bien avoir influé sur son jugement, bien qu'il n'en dise rien. Laissant de côté les hypothèses si hasardées que notre auteur a eu l'imprudence d'émettre, nous pouvons retenir que, d'accord avec quelques-uns de ses prédécesseurs, il fait dériver les cellules du follicule de celles du stroma ovarien.

Sabatier (26) commence la discussion du sujet par un compte rendu assez complet de tous les travaux que nous venons aussi de passer en revue, sauf le mien. Ce silence est d'autant plus regrettable que, comme on l'a vu, j'avais émis des opinions toutes différentes de celles de mes prédécesseurs, et qui ont au contraire bien des points communs avec celles de Sabatier lui-même. Si cet auteur n'a pas pris connaissance de mon travail, n'eut-il pas mieux fait de s'abstenir de combattre des opinions qu'il m'attribue par erreur ? Quoi qu'il en soit, Sabatier commence l'exposé de ses propres observations par cette phrase : « Après avoir ainsi fidèlement analysé les princi- « pales opinions (?) émises sur l'origine de la couche folli- « culaire, je dois exposer mes vues à cet égard, car elles « diffèrent notablement de celles qui ont eu cours jusqu'à

Digitized by Google

« présent. » L'on va voir qu'elles ne diffèrent qu'en partie de celles que j'ai émises en deux occasions et dont R. HERTWIG et PLAYFAIR MAC MURRICH avaient publié des résumés fidèles.

D'après SABATIER (p. 364) l'on aperçoit, à la surface d'œufs jeunes, des bandes aplaties, à coupe fusiforme, logées dans une excavation superficielle du vitellus, et ne possédant pas encore de noyau; leur nombre s'accroît progressivement, jusqu'à ce que la périphérie de l'œuf en soit couverte. Il s'agit ici bien évidemment des mêmes éléments que KUPFFER et KOWALEVSKY ont représentés comme les cellules du follicule encore jeunes. Nous aurons seulement à revenir sur la prétendue absence du noyau, au début de leur existence. Une membrane très fine règnerait à la surface de l'ovule et c'est sous cette membrane, entre elle et le vitellus, que les jeunes cellules folliculaires viendraient se loger. L'existence de cette membrane, si elle était démontrée, serait naturellement un argument en faveur de mon opinion, adoptée par SABATIER, sur l'origine endogène des cellules du follicule. Il y a, du reste, de fortes raisons de croire à son existence, puisque KUPFFER l'a déjà vue et figurée depuis nombre d'années. « Mon « avis n'est d'ailleurs pas isolé, ajoute SABATIER, puisqu'il « est celui de plusieurs naturalistes, et entre autres de « GIARD (*Archives de zoologie expérim.*, t. I, p. 238) dont « la compétence sur l'anatomie et l'embryogénie des As- « cidies ne saurait être contestée. » Il semblerait, d'après ce passage, que l'opinion dont on parle soit celle de M. Giard en personne. En réalité, le texte dont il s'agit n'est que le résumé des idées de KUPFFER et les figures sont copiées de celles de cet auteur. Le travail tout entier de M. Giard n'a pas la prétention d'être autre chose qu'une œuvre de compilation. N'eût-il pas été préférable de citer à ce propos l'opinion de KUPFFER plutôt que de celle de M. Giard?

Digitized by Google

Le noyau des cellules du follicule ne se montre qu'un peu plus tard, à ce que SABATIER nous assure. Le nombre de ces éléments va en augmentant, ainsi que leur épaisseur. La capsule amorphe, qui les enveloppait extérieurement au début, s'amincit et disparaît, et les cellules font saillie à la surface, produisant un aspect muriforme très prononcé. Au-dessous de ces cellules apparaît une membrane continue, celle que tous les naturalistes depuis KROHN ont retrouvée, et qui vient s'interposer entre le follicule et la surface du vitellus. Dans la suite, le contenu de chaque cellule se cloisonne, chez *Ascidia villosa* et chez *Ciona intestinalis*, tandis que chez les Ascidies composées, telles que *Botryllus*, *Botrylloïdes*, *Didemnum*, elles restent minces, se sclérosent et se fusionnent entre elles pour constituer une capsule épaisse autour de l'œuf. Il en serait de même chez *Clavelina* que SABATIER place parmi les Ascidies composées.

Quant à l'origine première des cellules en question, SABATIER s'appuie sur les mêmes images que j'avais déjà décrites et figurées (16). Il décrit avec détail les corpuscules arrondis qui se voient en contact avec la surface de la vésicule germinative, et dont les contours deviennent très nets, surtout sous l'influence de l'acide acétique dilué. Il insiste sur l'identité entre ces corpuscules internes et ceux qu'on voit apparaître à la surface du vitellus, dans leur manière de se comporter vis-à-vis des réactifs chimiques. Enfin, il décrit des excavations cylindro-coniques qui partent du bord de la vésicule germinative et dans le fond desquelles le corpuscule est souvent logé; ces cavités apparaissent sous l'influence des réactifs, et sont creusées dans la masse vitelline. Elles ne communiquent pas avec l'intérieur de la vésicule germinative, dont la membrane passe intacte au-dessous de ces espaces. Ce ne seraient donc que des traînées, que le corpuscule

Digitized by Google

laisse derrière lui dans le mouvement de translation qui le portera de la partie centrale jusqu'à la surface de l'ovule. Telle est en effet la conclusion à laquelle aboutissent les recherches de SABATIER, à savoir que les cellules du follicule prennent naissance à la surface du noyau de l'ovule, mais sans participation de ce dernier, pour émigrer vers la surface et en sortir. Sauf la question de la participation directe de la vésicule germinative à la formation de ces corpuscules, question que je n'avais moi-même pas tranchée, les conclusions du savant de Montpellier ressemblent à s'y méprendre à celles que j'avais formulées depuis longtemps, dans le mémoire dont SABATIER semblerait avoir eu connaissance, puisqu'il en parle pour le critiquer. N'est-il pas singulier que mon savant collègue, non seulement ne mentionne pas ce fait à l'appui de la thèse qu'il soutient, mais qu'il ne cite mon nom que pour combattre des opinions que je n'ai jamais songé à soutenir? Je cite textuellement pour éviter toute apparence d'exagération. Ainsi nous lisons (p. 391) du mémoire de SABATIER la phrase suivante: « Je dois expliquer « certains faits d'observation qui ont servi de base à la « fois à cette opinion, que je combats, et à celle de H. FOLL « (*sic*), qui veut faire provenir les cellules du testa de la « vésicule germinative par voie de bourgeonnement. » Le lecteur n'a qu'à se reporter à ma notice citée au long ci-dessus (p. 108), pour voir que je n'ai rien dit de semblable au sujet des cellules du testa. Plus loin (p. 392) le même savant écrit encore : « Mais ce fait est la négation « même de l'opinion de H. FOLL (*sic*), qui fait provenir ces corpuscules d'un bourgeonnement du nucléus de l'œuf, » et pourtant il dit ailleurs: « ce sont également ces corpus- « cules (les corpuscules granuleux) que H. FOLL a cru « devoir regarder comme nés par bourgeonnement du « nucléus de l'œuf, et comme constituant également l'ori-

Digitized by Google

« gine des mêmes cellules folliculaires. » Son silence à mon égard lorsqu'il traitait de l'origine des cellules du follicule m'avait fait croire que mes données sur ce point lui étaient inconnues. La phrase que je viens de citer me jette dans le doute. Mais laissons là ce sujet embarrassant, pour en revenir à des questions de fait, dont l'interprétation est heureusement plus facile.

Sabatier nie l'existence d'un pédoncule qui relierait la vésicule germinative à la cellule folliculaire en voie de formation ; les apparences de pédicule ne sont autre chose pour lui que les excavations creusées dans la substance vitelline et dont il a été déjà question. Nous verrons que ce pédicule est un fait réel, mais qu'il n'a rien de commun avec ces apparences, auxquelles Sabatier s'est laissé prendre à première vue. Entre le corpuscule en voie de formation et la surface de la vésicule germinative, il voit constamment une ligne de démarcation très nette. Les véritables images de bourgeonnement sont, en effet, assez rares, et il faut passer en revue un très grand nombre d'œufs pour avoir la chance d'en rencontrer quelques-uns. Ces cellules sont donc, pour Sabatier, des morceaux de protoplasme de l'ovule, sans participation de substance nucléaire ni chromatique; ce sont de simples cytodes, qui conserveraient cette constitution homogène encore quelque temps après être sorties de la surface du vitellus. Le noyau apparaîtrait plus tard, par une différenciation de substance au sein de la cellule. Les exemples de formation spontanée de noyaux sont trop rares, pour que nous n'acceptions pas ces données avec une certaine méfiance, qui se trouve pleinement justifiée par l'étude attentive des faits observables.

Roule (27) a pénétré plus avant dans la recherche de l'essence même de ces processus, et s'est attaché à l'étude du rôle que joue la vésicule germinative. Dans des ovules

Digitized by Google

très jeunes, ce naturaliste distingue, outre le gros nucléole, deux ou trois nucléoles adventifs; ces derniers se multiplient avec la croissance de l'ovule et, se portant à la surface de la vésicule germinative, finissent par pénétrer dans le vitellus. Ici, ils s'entourent d'une zone claire, qui devient le protoplasme cellulaire, et voyagent ensuite jusqu'à la périphérie du vitellus. Le noyau n'apparaît que petit à petit dans leur intérieur, sans doute aux dépens de la parcelle de substance nucléaire, autour de laquelle chaque cellule s'est formée. « Autant qu'il est possible « d'en juger, ceci correspond sans doute à une migration « vers l'extérieur de noyaux formés dans la vésicule ger- « minative. » Les cellules les premières formées vont s'étaler à la périphérie du vitellus et deviennent les cellules folliculaires. « Avant que leur contenu prenne « l'aspect écumeux caractéristique, certaines de ces der- « nières se segmentent, et c'est ainsi que, soit par migra- « tion, soit par segmentation, la coque folliculaire envi- « ronne l'œuf entier. » Une fois que cette enveloppe est complète, le même processus continuerait, mais ses produits ne pouvant plus émerger à la surface, formeraient la couche granuleuse, ou du testa. Cette dernière assertion est, on le voit, en désaccord avec les opinions que j'ai toujours professées à ce sujet. J'ai toujours soutenu que les corpuscules du testa se forment d'une manière très différente des cellules du follicule. On a pu mal saisir ma pensée, mais les publications et leurs dates suffisent à rétablir les faits. La manière de voir de Roule est donc très différente de la mienne en ce qui concerne la plupart des Ascidies et *Ciona intestinalis* en particulier. Nous aurons à l'examiner sérieusement, en prenant connaissance des faits d'observation sur lesquels se fonde mon opinion.

Je ne m'étendrai pas plus au long sur cette bibliogra-

Digitized by Google

phie; il me suffit d'avoir indiqué les principales opinions que j'aurai à discuter avec mes préparations sous les yeux.

Les tuniciers les plus simples par l'ensemble de leur organisation, ceux que nous avons tout lieu de considérer comme les plus voisins des formes qui ont été le point de départ de cet embranchement, les Appendiculaires, en un mot, produisent des œufs absolument nus, jusqu'au moment de la fécondation qui est externe. C'est seulement après cet acte physiologique important que le vitellus s'entoure d'une membrane mince et anhiste, que nous pouvons à bon droit nommer la membrane vitelline. Les enveloppes cellulaires qui prennent un si singulier développement chez les Ascidies, font entièrement défaut à ces animaux. Elles ne commencent à faire leur apparition que chez le genre *Doliolum*. L'on a soutenu que les Appendiculaires ne doivent pas être considérées comme une forme primitive ou ancestrale, mais plutôt comme un type dégénéré: ce seraient, d'après certains théoriciens, des larves d'Ascidies, qui se seraient mises à se reproduire par pédogénèse, en sautant par-dessus la forme adulte, laquelle aurait cessé de se réaliser. Les faits relatifs à l'ovulation ne parlent pas en faveur de cette hypothèse, car la formation des enveloppes de l'œuf est si précoce, chez les ascidiens, que l'on aurait peine à comprendre pourquoi elle aurait cessé de se produire chez des larves permanentes. Cette difficulté s'évanouit si nous prenons la forme de têtard pour l'état primitif, car alors les particularités de l'ovulation des autres tuniciers nous apparaissent comme un fait acquis par ces animaux, en même temps que la reproduction par bourgeonnement a pris une si grande importance dans le cycle de leur existence.

L'œuf mûr de *Doliolum* est entouré de deux couches, à savoir le follicule et une couche granuleuse épaisse; je

Digitized by Google

n'ai pas suivi leur génèse et n'ai pas eu à ma disposition un matériel favorable, depuis que je m'occupe de cette question. Toutefois leur ressemblance avec les œufs d'Ascidies sont si grandes, qu'il est bien permis d'en juger par analogie. Lorsque OULIANINE (20) exprime l'opinion que ces éléments se forment aux dépens de la vésicule germinative, il néglige de préciser, car je suppose que les éléments du follicule suivent seuls cette règle. Je suis encore moins capable de donner des renseignements au sujet du genre *Salpa*; personne n'a encore suivi avec soin l'origine du follicule qui entoure l'œuf de ces animaux, et dans lequel il reste logé encore après la fécondation.

L'ovulation de *Pyrosoma* a fait l'objet de quelques remarques de la part de KOWALEVSKY (13), mais cet auteur ne s'est pas préoccupé de la formation des cellules du follicule. Pour être renseigné à cet égard, il suffit de disséquer une colonie, bien fixée dans l'acide chromique ou picrique, et conservée dans de l'alcool. On peut s'épargner une perte de temps, si l'on colore la colonie tout entière avec du carmin de GRENACHER ou avec de l'hæmoxyline. Il faut seulement prendre des solutions colorantes très diluées, car les ovules ont une tendance à devenir très foncés. Le début de la formation des enveloppes ne se trouve que chez les bourgeons les plus jeunes de la colonie, ceux chez lesquels les organes n'existent encore qu'à l'état de blastèmes. Ici, l'on rencontre des ovules dont le protoplasme est encore transparent et très mince, tandis que la vésicule germinative volumineuse possède déjà un gros nucléole et un nucléoplasme réticulé (Voyez pl. VII, fig. 8 *N* et *n*). Les ovules plus avancés dans leur croissance, ceux chez lesquels l'épaisseur du vitellus atteint et dépasse le demi-diamètre du noyau, présentent à leur surface, et comme incrustées dans le bord du vitellus, un

Digitized by Google

petit nombre de cellules aplaties, lenticulaires, fusiformes de profil, qui sont, toutes sans exception, munies d'un noyau fortement coloré en rouge ou en violet suivant la méthode employée. Entre ces cellules plates et accolées au vitellus, et l'épithélium à cellules cubiques qui entoure tout l'ovaire, la confusion n'est pas possible. C'est à cette époque que l'on rencontre, dans le sein de l'œuf, les cellules folliculaires en voie de formation. Les images sont nettes, mais il faut un peu chercher pour les rencontrer; on ne les voit que chez un tiers environ des œufs arrivés à l'âge voulu, ce qui indique une formation lente et successive du follicule. Je n'ai jamais rencontré dans un même ovule plus d'une cellule folliculaire en voie de formation. Mais pour être plus espacés, les processus ne répondent pas moins à ceux que j'ai fait connaître et que je décrirai avec plus de détail chez les ascidiens. La figure 9 (lettre *f'*, pl. VII) représente un de ces éléments en voie de formation et en contact intime avec la vésicule germinative. Sur la figure 8, l'élément folliculaire a presque quitté son point d'origine, et présente déjà un noyau bien visible dans son intérieur. Lorsque l'ovule approche de sa maturité, il devient si volumineux, que les cellules du follicule, réduites à une extrême minceur, sont très difficiles à découvrir. Elles sont bien moins visibles que les cellules du testa qui se montrent à la surface du vitellus volumineux à l'approche de la maturité. Je ne possède pas d'observations au sujet des Ascidies composées; je le regrette car elles semblent différer notablement du *Pyrosoma* pour l'ovulation.

Les Ascidies simples sont, de tous les tuniciers, les plus propices à cette étude, et parmi elles, je puis tout particulièrement recommander deux espèces fort communes, à savoir : *Ciona intestinalis* et *Ascidia mamillata*. La première de ces deux espèces est surtout commode et devra être choisie de préférence à toute autre pour une première

Digitized by Google

orientation. Il est facile d'enlever, en quelques coups de ciseaux, l'ovaire qui est rond et compact chez cette espèce, et de le fixer dans les réactifs, en ayant soin de le dilacérer promptement, pour permettre au liquide durcissant de pénétrer immédiatement dans toute son épaisseur. Ce point est de toute importance, car l'altération est rapide et si la fixation n'est pas instantanée, les détails de structure les plus intéressants s'effacent aussitôt. Comme réactifs, j'ai employé l'acide acétique à 5 °/₀, l'alcool absolu, l'acide picrique presque saturé, l'acide chromique à 1 °/₀, l'acide osmique à 0,5 °/₀, suivi de bichromate de potasse ou de carmin de Beale. Récemment, j'ai fait usage du mélange chromo-acéto-osmique de Flemming et du perchlorure de fer (teinture de perchlorure de la pharmacopée anglaise : 1 partie, alcool à 70 °/₀ : 10 parties) et je trouve ces mélanges préférables à toutes les solutions que j'avais d'abord employées; le durcissement est instantané et cette rapidité est indispensable, si l'on veut pouvoir retrouver certains petits détails de structure extrêmement importants, tels que les extroflexions de la paroi de la vésicule germinative, dont on ne retrouve plus de trace dans des préparations fixées avec moins de promptitude.

Les préparations faites avec le mélange de Flemming peuvent être colorées par les méthodes les plus diverses; celles au perchlorure de fer, dont j'ai proposé l'emploi en histologie (Z. f. w. Z. Bd. 38, p. 491) permettent de séparer facilement les noyaux, des cellules qui les contiennent, et donnent ainsi des images particulièrement démonstratives. Une fois le terrain exploré, il est bon d'observer des ovaires, promptement dilacérés dans le sang de l'animal, avec les puissants moyens d'investigation que nous fournit l'optique la plus moderne. L'on y voit, pendant quelques minutes, les mêmes détails que sur de bonnes préparations durcies. Petit à petit ces détails s'effacent, et l'aspect

Digitized by Google

devient celui d'une préparation lentement fixée. J'insiste tout particulièrement sur ces procédés pratiques, parce qu'ils sont la première condition du succès; un exemple récent en fournit la preuve. Je me crois en droit de demander que l'on ne critique pas mes résultats, avant d'avoir fait usage des moyens par lesquels je les ai moi-même obtenus.

Les ovules de *Ciona intestinalis* sont encore tout à fait transparents pendant la période assez prolongée de génération des cellules du follicule. Avant cette époque, ils ont la forme de simples cellules, remarquables seulement par les dimensions exceptionnelles du noyau et du nucléole, et la minceur de leur couche protoplasmique. Les cellules du follicule ne commencent guère à se montrer, avant le moment où l'épaisseur du protoplasme dépasse la moitié du diamètre de la vésicule germinative. L'on voit alors apparaître, à la surface du vitellus, ces cellules lenticulaires qui ont été décrites si souvent, que je peux bien me dispenser d'y revenir une fois de plus (Pl. VII, fig. 1, 4, 5, 6, *f*). Sur les ovules très jeunes on n'en voit qu'une ou deux, mais si l'on passe en revue une préparation obtenue par dilacération, il devient évident que leur nombre augmente avec la croissance de l'ovule. Se multiplient-elles par division? Si tel était le cas, il faudrait, puisque leur multiplication est assez rapide, que les images de divisions cellulaires, si faciles à reconnaître, fussent fréquentes dans des préparations bien faites; au lieu de cela, les figures en forme d'amphiasters y font absolument défaut, et il est facile de s'assurer que l'augmentation du nombre des éléments a lieu par additions successives et non par multiplication directe. Quelques-unes des cellules qui se voient à la surface de l'ovule semblent, à première vue, être dépourvues de noyau. Les réactifs colorants qui s'adressent spécialement aux noyaux y font apparaître une

Digitized by Google

petite masse centrale de substance chromatique, c'est-à-dire d'une substance qui prend la couleur comme le fait le nucléole et le réseau nucléaire. La substance nucléaire se trouve donc ici dans un état de concentration, voisin de celui qu'elle présente chez des cellules qui viennent de se partager. Mais ce qui prouve qu'il ne s'agit pas, dans ce cas, d'un partage récent, c'est d'abord l'absence complète des figures karyokinétiques, et c'est ensuite le fait que des cellules, toutes semblables à celles que je viens de mentionner sauf leur forme plus arrondie, se rencontrent dans l'épaisseur de la couche de protoplasme vitellin et plus souvent encore à la surface de la vésicule germinative. Ce sont ces cellules que j'ai vues le premier et que j'ai décrites depuis longtemps; SABATIER les a revues tout récemment et en donne une description détaillée, mais qui n'ajoute rien de saillant aux faits déjà connus. La parcelle de substance nucléaire que ces éléments renferment lui a complètement échappé; il ne semble pas du reste que ce naturaliste ait fait usage des colorants nucléaires proprement dits, tels que la safranine avec décoloration subséquente à l'alcool absolu. Dans les préparations au perchlorure de fer colorées par l'acide gallique, l'amas nucléaire est généralement très visible. Toutes les solutions qui conservent fidèlement la structure histologique nous montrent ces cellules étroitement emprisonnées par le vitellus, sans aucun espace de séparation. Il en est autrement des objets traités par l'acide acétique; ici la substance vitelline se sépare de la surface de la vésicule germinative sur une étendue plus ou moins considérable (Pl. VII, fig. 5 *d*) et les cellules folliculaires en voie de formation, restant adhérentes à la vésicule, semblent suspendues dans cet espace vide. Parfois il arrive que la cellule folliculaire, déjà détachée de la membrane de la vésicule, reste attachée au vitellus, et alors on voit un espace conique s'interposer

Digitized by Google

entre elle et la membrane susdite. Dans une note récente (29) SABATIER me fait l'honneur de supposer que c'est une cavité de ce genre que j'aurais prise pour une extroflexion de la paroi de la vésicule germinative. Une pareille méprise serait inexcusable et j'aurais cru inutile de prémunir contre elle, car il est bien facile de voir que la membrane passe sans interruption et sans plissement au-dessous de la cavité qui a du reste tous les caractères d'un produit artificiel. Aussi bien, n'est-ce pas à ces images altérées que je me suis adressé pour connaître la véritable origine des éléments en question. Une chose frappe à première vue dans les préparations à l'acide acétique : c'est la structure radiaire excessivement prononcée du vitellus (Pl. VII, fig. 5 et 6, *v*). Sans doute cette différenciation fibrillaire, dirigée perpendiculairement à la surface de l'ovule, est fortement exagérée par ce réactif, mais elle est bien préformée, comme le prouvent les préparations au mélange de FLEMMING et mieux encore celles au perchlorure de fer. Cette structure devient très saillante, surtout à l'époque où la formation endogène des cellules est en pleine activité, pour s'effacer et disparaître dans la période suivante ; elle semble donc être en relation avec cette forme particulière d'activité de la cellule-œuf. Si l'on brise en menus morceaux des ovules fortement durcis par le perchlorure de fer, en pressant sur le couvre-objet de la préparation et lui imprimant en même temps un mouvement de va et vient, on voit, chez les ovules de taille moyenne, toutes les cassures se produire avec la plus grande netteté, suivant des plans radiaires, tandis que chez les œufs plus avancés, les fractures suivent des directions variables.

A en juger par la fréquence relative des diverses images, il semble que les cellules folliculaires traversent rapidement la couche vitelline pour arriver à la surface. Elles

Digitized by Google

séjournent fort longtemps au contact de la vésicule germinative et grossissent petit à petit, avant de prendre leur essor. Les phases les plus précoces de la formation de ces éléments doivent se passer assez rapidement, car on ne les rencontre que très rarement au milieu des nombreuses cellules toutes formées qui se voient au bord de la vésicule germinative. La série des processus ne peut être observée directement sur un même objet, car les œufs, placés sous le microscope dans le liquide sanguin de l'animal, s'altèrent beaucoup trop vite, pour qu'il soit possible d'en suivre même une petite partie. Il a fallu reconstruire leur histoire, avec les diverses images que présentent des œufs durcis; et bien qu'une erreur dans l'ordre de succession ne soit guère probable, je ne saurais nier absolument la possibilité de quelque méprise. Cette réserve une fois faite, une fois pour toutes, je vais tâcher d'exposer comment les choses se passent.

Le premier indice de formation d'une cellule folliculaire aux dépens de la vésicule germinative consiste dans un petit épaississement, strictement localisé, de la couche enveloppante, formée de substance chromatique, qui constitue la paroi de cette vésicule. C'est assez dire que ce petit amas est lui-même formé de substance nucléaire et qu'il retient fortement les colorations purement nucléaires. Il se présente, le plus souvent au début, sous la forme d'un petit bouton arrondi, faisant saillie du côté de la cavité de la vésicule (Pl. VII, fig. 4); bientôt après, on le voit saillir aussi du côté externe de la paroi nucléaire (Pl. VII, fig. 2 et 3 *f'*), donnant un peu l'idée d'un bouton de chemise qu'on regarderait de profil. Puis il finit par se trouver entièrement en dehors de la paroi et c'est à ce moment que le vitellus environnant commence à se différencier, pour lui fournir son protoplasme cellulaire. Pendant ce processus il arrive souvent, mais non d'une manière con-

Digitized by Google

stante, que la paroi de la vésicule pousse une évagination creuse, conique (Pl. VII, fig. 1 et 4 *f'*), dont le fond est occupé par le grain de chromatine. Cette extroflexion étroite se retrouve, non seulement dans les préparations obtenues par les méthodes les plus diverses, mais même chez le vivant, en sorte que sa réalité, en ce qui concerne *Ciona intestinalis*, ne peut faire l'objet d'un doute. Il ne saurait être question d'une confusion avec ces images fournies par l'acide acétique : et c'est bien à tort qu'une méprise aussi grossière m'a été attribuée par des personnes qui n'avaient aucune connaissance des faits sur lesquels je fonde mon interprétation de ces phénomènes. Du reste, il ne s'agit ici que d'un détail qui peut servir à la démonstration du rôle actif de la vésicule germinative, mais qui n'a rien d'essentiel, car il manque à d'autres ascidiens et ne semble pas même constant chez l'espèce qui nous occupe. Le seul fait invariable, c'est la sortie d'une parcelle de chromatine, qui se détache du noyau de l'ovule et devient le centre d'un petit amas de protoplasme dérivé du vitellus; les deux parties principales des cellules dérivent directement des parties correspondantes de la cellule-œuf. Pendant tout le temps que dure la croissance de la cellule folliculaire, pendant l'émigration vers la surface, et même encore un certain temps après qu'elle a émergé, l'amas interne de substance chromatique conserve la forme compacte ; il se creuse ensuite petit à petit et prend la forme vésiculaire, habituelle pour la grande majorité des noyaux.

Si mes opinions sont en désaccord complet avec celles de Sabatier, elles se rapprochent au contraire assez de celles de Roule, pour qu'un accord semble possible. D'après cet observateur, les petits corps de substance chromatique qui sortent de la vésicule germinative ne seraient pas de simples amas de cette substance, formés au moment

Digitized by Google

même, mais ils seraient préformés depuis un certain temps à l'état de nucléoles adventifs. Je n'ai pas vu ces nucléoles, quoique nos recherches aient porté sur la même espèce d'ascidiens, mais je me garderai néanmoins d'en nier l'existence, tant que je ne connaîtrai pas les méthodes de recherche dont cet auteur a fait usage ; d'autant plus que sa théorie est sinon prouvée, du moins parfaitement admissible pour d'autres ascidiens.

La manière dont les cellules du follicule se modifient dans la suite, l'apparition de vacuoles toujours plus nombreuses dans leur protoplasme et la dégénérescence spumeuse de ce dernier, ont été trop souvent et trop bien décrits, pour que j'insiste à mon tour sur ce sujet rebattu. Il est un point, cependant, qui n'a pas été examiné par mes prédécesseurs, et qui m'a assez embarrassé au début : l'existence de deux enveloppes folliculaires, au lieu d'une seule, à la surface de l'œuf arrivé à sa maturité. Autour et en dehors de la couche des cellules spumeuses s'en trouve une autre très mince et d'aspect membraneux (Pl. VII, fig. 7, *m, f*). Sur des préparations bien colorées, on voit que cette membrane n'est point anhiste, comme on pourrait le croire à première vue, mais qu'elle présente de place en place des noyaux lenticulaires qui, à l'endroit où ils se trouvent, produisent un renflement de la cellule plate et rubanée. Les cellules mêmes sont polygonales, mais leurs contours ne se voient guère qu'après le traitement par l'ammonio-nitrate d'argent ; elles portent tous les caractères de la sénilité et ne sont évidemment plus capables de multiplication. Je ne sais si cette enveloppe accompagne les œufs au moment de la ponte, mais il est certain que ceux que contient l'oviducte n'en présentent plus de traces. On est tenté, au premier abord, d'attribuer ce tissu membraniforme au stroma de l'ovaire ; mais alors il faudrait que les ovules jeunes en

Digitized by Google

fussent déjà entourés, ce qui n'est pas le cas. De plus, en comparant attentivement les ovules à différents âges, je crois m'être assuré que ce sont les premières cellules folliculaires qui s'arrangent ainsi en une couche continue, sous laquelle les cellules formées plus tard viennent constituer une couche plus épaisse et plus serrée. Toutes deux seraient formées par génération endogène et ne différeraient, quant à leur origine, que par l'époque de leur apparition. Je n'entends exprimer ici qu'une opinion, encore sujette à discussion, et nullement un fait d'observation suffisamment élucidé. Cette enveloppe externe n'est, du reste, pas un fait général, car je ne l'ai observée, jusqu'à présent, que chez cette seule espèce de *Ciona*.

Les phénomènes de l'ovulation de *Molgula impura* ressemblent beaucoup à ceux de l'espèce que nous venons d'étudier; les images qui se rapportent à l'origine endogène des cellules du follicule sont presque identiquement les mêmes, et la seule différence importante se trouve dans la forme ultérieure de ces éléments. Ils ne constituent qu'une seule couche, qui a des caractères intermédiaires entre ceux des deux couches de la *Ciona intestinalis*. En effet ces cellules ne développent pas de vacuoles dans leur intérieur et ne prennent pas la texture spumeuse. Elles sont aplaties, à peine bombées sur la face externe, et solidement unies par leurs bords en une membrane continue. Leur protoplasme est homogène et leur noyau très apparent. Il ne faudrait pas croire cependant que cette disposition soit propre au genre *Molgula*, puisque les observations de Kupffer nous montrent que les cellules folliculaires de *Molgula nana* ont quelques vacuoles dans leur intérieur, et que chez l'*Anurella roscovita*, genre très voisin des Molgules, elles font chacune une forte saillie et ont une paroi externe très convexe.

Digitized by Google

Le genre *Clavelina* nous intéresse spécialement par le fait qu'il a servi de base à l'une des descriptions à la fois les plus récentes et les plus fautives que contienne la bibliographie sur l'ovulation d'un ascidien. Il n'est donc pas inutile d'indiquer ici les faits principaux de ce développement, quand ce ne serait que pour montrer qu'il ne s'écarte pas sensiblement de la règle établie pour les genres voisins. Chez *Clavelina lepadiformis*, la formation des cellules du follicule a lieu lentement et successivement, débutant à un âge correspondant à celui où il débute aussi chez *Ciona*, pour ne s'arrêter que lorsque l'ovule a atteint à peu près la moitié de sa dimension définitive, et commence à se charger fortement de granulations lécithiques. Les phénomènes intimes sont les mêmes que chez *Molgula impura* et que chez *Ciona intestinalis*. J'ai revu ici le petit bouton chromatique de la paroi de la vésicule germinative, mais je n'ai pas retrouvé l'extroflexion de cette paroi. Est-il nécessaire de dire que je n'ai jamais vu un ovule manger les cellules voisines, et que son noyau dérive d'un noyau cellulaire et non d'un nucléole, son vitellus, d'un protoplasme cellulaire et non d'un cytoblaste? Si la description réellement ébouriffante de SEELIGER avait quelque fondement, il ne serait pas concevable que les phénomènes dont il parle pussent se passer, sans laisser de trace dans les nombreuses préparations que j'ai eues sous les yeux. J'ose affirmer que ces processus n'ont jamais existé que dans une imagination décidément un peu trop vive.

Pendant toute la période de formation endogène des cellules folliculaires, chez *Clavelina*, ces éléments restent minces et sont munis d'un noyau relativement volumineux, orné d'un réseau nucléaire bien nourri et prenant bien les colorations nucléaires. Vers l'époque de la maturité de l'œuf, ces cellules sont devenues encore plus nombreuses

Digitized by Google

qu'au moment où leur formation endogène s'arrête; il est donc vraisemblable qu'elles peuvent, dans une mesure restreinte, se multiplier par division. Lorsque l'œuf est arrivé à maturité, le noyau de ces cellules est relativement plus petit, et ne se colore presque plus; son nucléoplasme est réduit à rien; en un mot, l'élément histologique est à l'état sénile et ne saurait plus se multiplier par division. Les cellules elles-mêmes sont beaucoup plus petites que chez les autres ascidiens, plutôt cubiques qu'aplaties, et ressemblent, presque à s'y méprendre, aux cellules granuleuses qui forment une couche continue, en dedans de la couche également continue des cellules folliculaires. Il n'y a pas ici d'enveloppe externe membraneuse comme chez *Ciona;* du moins je n'ai pas réussi à la mettre en évidence, si elle existe.

Les deux ou trois espèces du genre *Cynthia* que j'ai eu l'occasion d'examiner m'ont paru se rapprocher beaucoup de la Molgule, et ne m'ont présenté aucun trait saillant. Je n'en ai fait, du reste, que quelques préparations et, retrouvant les faits qui m'étaient connus, je n'ai pas cru nécessaire d'approfondir la chose.

Par contre, *Ascidia mamillata* et *Diazona violacea* forment un type spécial, que nous devons encore décrire avec quelque détail. Si l'on porte sous le microscope un ovaire frais d'*Ascidia mamillata,* rapidement enlevé à l'aide de ciseaux, ce qui n'est pas très facile, à cause de la forme diffuse de cet organe chez l'espèce en question, après l'avoir promptement dilacéré dans le sang de l'animal, on a devant soi des ovules de tous les âges, tous très transparents; les plus jeunes sont même limpides comme du cristal, jusqu'à l'âge où l'enveloppe folliculaire est complète. Parmi ces derniers, on cherche en vain les images relatives à l'origine endogène des cellules du follicule, telles que nous avons appris à les connaître pour *Ciona;*

Digitized by Google

une partie des ovules est munie de l'enveloppe folliculaire, l'autre partie en est dépourvue, mais entre ces deux états, les transitions manquent. En cherchant plus attentivement, on rencontre de loin en loin un ovule qui frappe par l'absence complète de sa tache germinative. Le bord de la vésicule, examiné avec une bonne lentille à immersion homogène (je me suis servi du $^1/_{12}$ de pouce de Zeiss) avec l'éclairage que fournit un concentrateur d'Abbe, présente une série de petites taches qui semblent formées d'un amas de grains un peu plus foncés que le vitellus environnant. Entre ces taches et la surface de la vésicule, il n'est pas possible de distinguer une limite tranchée. Chez d'autres ovules, les taches sont devenues des corpuscules, dont on parvient à distinguer les contours, tant du côté du vitellus que de celui de la vésicule. Je n'ai pas rencontré d'ovules chez lesquels ces corpuscules fussent en route pour arriver à la surface, mais je ne doute pas que ce processus n'ait lieu, car les ovules un peu plus avancés se montrent déjà entourés d'un follicule complet. Pour être mieux renseigné, je me suis adressé à des ovaires durcis dans l'acide de Flemming, mais sans réussir à rencontrer les phases de transition que je cherchais; il est vrai que je n'ai eu qu'un petit nombre d'exemplaires de cette belle Ascidie à ma disposition. Les images que présentent les ovules, durcis pendant la phase où le nucléole est invisible, sont particulièrement instructives, car on voit aisément que les petites taches qui se montrent chez le vivant au bord de la vésicule germinative, sont en réalité de petites accumulations de chromatine qui font partie de l'enveloppe chromatique du noyau. Ce sont les mêmes images que nous avons appris à connaître chez *Ciona*, dans les cas où il n'y a pas d'extroflexion de la paroi de la vésicule. En tenant compte de ces faits et me laissant guider par les analo-

Digitized by Google

gies, je ne crois pas courir grand risque de me tromper, en supposant que notre *Ascidia mamillata* diffère des types précédents seulement par le fait que la formation endogène des cellules folliculaires est condensée ici dans un petit espace de temps, qu'elle est simultanée au lieu d'être successive, et que cette période de grande activité du noyau est caractérisée par la dissolution momentanée du nucléole. La marche des cellules, du centre de l'ovule vers sa surface, doit être très rapide, si j'en juge par la rareté des phases de transition présumées; pour ma part, je n'en ai rencontré aucune. Je ne pense pas cependant que toutes les cellules folliculaires se forment à la fois, et je fonde ce jugement sur certains ovules que j'ai rencontrés, munis d'une enveloppe folliculaire incomplète avec un petit nombre d'éléments, tandis que la tache germinative était présente et que l'absence de tout élément en voie de formation endogène était facile à constater. Ces images me donnent à penser que cette formation endogène a lieu en deux, ou même en plusieurs fois, par poussées.

La série des images qui se voient dans des ovaires dilacérés de *Diazona violacea* ressemble trop à celle que je viens de décrire au long, pour que je fatigue le lecteur en donnant une description qui ne serait guère qu'une répétition. La principale différence consiste dans la forme des enveloppes des œufs mûrs. Chez l'une comme chez l'autre, il y a deux enveloppes folliculaires, une enveloppe externe membraneuse et une couche interne de cellules plus épaisses et plus serrées. Ces dernières sont aplaties et intimement soudées par leurs bords chez *Diazona*, tandis qu'elles affectent, chez *Ascidia*, une forme qui se rapproche mieux de celle des *Ciona*. Je ne m'étendrai pas sur ce sujet qui me paraît n'avoir aucune importance.

Digitized by Google

J'ai laissé de côté jusqu'à présent une question intéressante, celle du rôle que joue la tache germinative dans la formation première des cellules du follicule. Chez *Ciona intestinalis*, ce nucléole a une tendance bien évidente à se placer dans le voisinage immédiat des noyaux folliculaires en voie de formation (Pl. VII, fig. 1 et 4, *n*). Le fait n'est pas constant, mais il est trop fréquent, si l'on ne tient compte que des noyaux qui sont encore réellement au début de leur formation, pour n'avoir pas quelque raison d'être. Pour démontrer que la substance de la tache germinative cède réellement une parcelle au jeune noyau, il faudrait trouver moyen de colorer le nucléole, à l'exclusion du réseau nucléaire, et retrouver dans le jeune bourgeon nucléaire quelque parcelle de substance, colorée de même. Je n'ai pas réussi à obtenir une coloration aussi élective. Si donc je considère une participation de la tache germinative à la formation du bourgeon comme possible et même comme probable, ce n'est qu'en me fondant : 1° sur cette considération générale que le nucléole du noyau folliculaire peut plus facilement dériver d'un nucléole préformé que se former à nouveau; 2° sur le voisinage si fréquent, et autrement inexplicable, de la tache germinative, à l'endroit où le jeune noyau commence à se former; 3° sur la dispersion de la substance nucléaire dans la vésicule germinative de certains ascidiens, au moment où les noyaux folliculaires prennent naissance en grand nombre à la fois. Dans ce dernier cas, cette substance, dispersée par parcelles au milieu du réseau nucléaire, doit forcément participer à la composition des bourgeons, formés aux dépens de ce réseau; après la fin du bourgeonnement, ces particules n'auraient qu'à se rassembler, pour reconstituer aussitôt la tache germinative, et pour former les nucléoles des cellules du follicule. C'est une supposition plausible et probable, mais ce n'est

Digitized by Google

qu'une supposition; la démonstration directe fait entièrement défaut. En revanche, l'origine des noyaux des cellules du follicule par bourgeonnement de la vésicule germinative, est un fait d'observation qui ne saurait faire l'objet d'un doute. Si SABATIER se refuse à le reconnaître, cela tient à ce qu'il n'a pas rencontré les phases précoces dont je parle, et n'a pas su mettre en évidence le noyau, encore compacte, des jeunes cellules folliculaires. Cela ressort suffisamment du fait que cet auteur croit à une néoformation des noyaux chez les cellules folliculaires, quelque temps seulement après leur sortie du vitellus, c'est-à-dire au moment où le cytoblaste commence à prendre la forme vésiculaire.

A la surface interne de la couche des cellules du follicule se trouve une membrane continue, apparemment sécrétée par les cellules elles-mêmes, à la manière d'une cuticule. Presque tous les auteurs parlent de cette membrane qui apparaît au moment où la couche a pris une disposition régulière. On l'a diversement désignée sous les noms de membrane vitelline et de chorion. C'est cette dernière appellation qui nous paraît la plus juste et que nous avons adoptée.

Faut-il encore répéter que les processus que nous venons d'apprendre à connaître sont complètement différents de ceux que présente la formation des corpuscules du testa, dont nous allons aborder l'étude.

LES GLOBULES GRANULEUX OU CORPUSCULES DU TESTA

Ces éléments ont eu jusqu'à présent le privilège d'attirer presque exclusivement l'attention des naturalistes; aussi leur histoire est-elle assez bien élucidée, et nous pourrions nous contenter d'en faire la bibliographie, si

Digitized by Google

les auteurs les plus récents n'avaient commis à leur égard quelques confusions qu'on eût pu éviter.

KROHN (1) ne nous donne que la description de l'œuf mûr de *Phallusia (Ascidia) mamillata*, tel qu'on le rencontre dans l'oviducte. Sous la membrane continue du chorion se trouve une couche transparente comme du verre, dans laquelle sont noyés des corps verdâtres, tantôt isolés, tantôt réunis par groupes de formes diverses. KOWALEWSKY (2) leur attribue une coloration plutôt jaunâtre, et s'exprime de la manière la plus ambiguë sur leur signification histologique. Voici ce qu'il en dit : « Les *noyaux* « *ou cellules jaunes* ont une grande ressemblance avec « les corpuscules du sang des vertébrés supérieurs. Ce « sont, à tout prendre, des boules tout à fait uniformes « et qui n'ont *pas non plus de noyau.* » Et plus loin : « Chez beaucoup d'entre elles, l'on remarque aussi un « corpuscule arrondi, qu'il faut peut-être considérer « comme un noyau, mais je n'ai pu tirer ce point au « clair. » Dans l'acide acétique, ils subissent les mêmes modifications que les globules rouges du sang, et prennent l'aspect de vésicules entourées d'une membrane nette, renfermant des granules d'un jaune foncé et nageant dans un plasma incolore. L'embryologiste russe s'exprime avec plus de netteté sur l'origine de ces éléments : « ces cellules jaunes dérivent, selon toute proba- « bilité, du follicule dans lequel l'œuf s'est formé. » Et plus loin : « Je ne doute nullement que ces globules jau- « nes ne proviennent des cellules du follicule. » STEPANOFF (3) n'a pas su faire la distinction entre les cellules du follicule et celles du testa ; ses données n'ont donc pas le moindre intérêt pour nous.

Les premiers renseignements précis, se trouvent dans le travail de KUPFFER (4) ; ils sont relatifs à *Ascidia canina*. Déjà au sein de l'ovaire, les œufs de cette espèce sont

Digitized by Google

entourés d'une couche de cellules du testa, placées sur un seul rang, comme un épithélium simple. La membrane du chorion passe en dehors de cette couche, *et elle existe déjà à la surface du vitellus avant que les éléments du testa ne fassent leur apparition.* La naissance de ces derniers est précédée par une différenciation de la substance vitelline, qui devient transparente et verdâtre dans sa partie superficielle. Dans cette couche claire se montre un système délicat de stries, dirigées suivant le rayon de l'œuf, et la substance se partage, dans le sens de ces lignes, en autant de fragments qu'il doit se former de corpuscules. Ces derniers naissent donc aux dépens du vitellus par formation libre (freie Zellbildung) ; ils sont réfringents, et leur noyau ne se formerait probablement qu'après coup. Entre cette couche de corpuscules et le vitellus, il n'y a d'abord qu'une couche de liquide, mais plus tard on y trouve une couche de gelée de plus en plus épaisse.

Si le naturaliste allemand n'a pas tout vu, il était au moins sur la bonne voie et, après son travail, ceux que nous allons analyser, aussi brièvement que possible, constituent un véritable recul. Ganine (5) fait provenir, chez *Botryllus*, les cellules granuleuses, des cellules du follicule. Kowalevsky (6) maintient ses opinions erronées contre celles de Kupffer. Les cellules du testa descendraient de cellules du follicule, immigrées dans la partie superficielle du vitellus, et dont le nombre irait en augmentant progressivement. Les figures, qui se rapportent à *Ascidia* (*Ciona*) *intestinalis*, nous montrent, dans la partie superficielle du vitellus, quelques corpuscules, dont la taille, l'aspect et les dimensions coïncideraient, non pas avec les cellules folliculaires, mais avec les noyaux de ces cellules. Il suffit, du reste, de comparer ces dessins avec une préparation de cette espèce commune, pour s'assurer que

Digitized by Google

les figures ne sont pas plus fidèles que l'interprétation n'est juste. L'une et l'autre sont évidemment superficielles. Pour expliquer l'augmentation du nombre de ces cellules, soi-disant immigrées, l'auteur en est réduit à admettre une multiplication par division, quoiqu'il ne l'ait pas observée. Il se donne la peine de réfuter l'opinion qu'il prête à KUPFFER, que ces cellules seraient placées sur plusieurs rangs ; KUPFFER avait affirmé catégoriquement le contraire. Le naturaliste russe conclut en ces termes : « avec cette description, la possibilité d'une formation « libre de cellules est réfutée, du moins en ce qui con- « cerne les cellules du testa chez *Ascidia intestinalis*, « *A. mamillata*, *A. mentula* et *Clavelina*. » Nous verrons que les corpuscules du testa ne sont pas des cellules et qu'ils se forment librement.

KUPFFER (7) revient avec plus de détail sur les points en discussion, pour maintenir son point de vue, par opposition à celui de KOWALEVSKY. Ses études ont porté principalement sur les *Molgula macrosiphonica* et *Ascidia canina ;* chez l'une comme chez l'autre de ces espèces, le chorion existe comme membrane continue à la face interne de la couche des cellules du follicule, avant que le premier corpuscule du testa ne commence à poindre. Ces derniers se montrent d'abord dans la partie superficielle du vitellus, avant de devenir libres. Ils sont tous sortis avant que le fractionnement ne commence ; au moment de la ponte, chez *Molgula macrosiphonica*, une partie des œufs est entourée de leurs globules déjà sortis, tandis que les autres ont, à la place, une rangée de taches claires dans la couche superficielle de leur vitellus. KUPFFER fait valoir tous ces motifs, ainsi que la teinte des globules, en faveur de l'opinion que ces éléments ne peuvent descendre de cellules folliculaires immigrées ; mais il déclare en même temps que chez certaines espèces d'Ascidie, telles

Digitized by Google

que *Ascidia (Ciona) intestinalis, Asc. mentula, parallelogramma* et *complanata*, la question ne saurait être tranchée, à cause de la formation relativement plus tardive du chorion. L'auteur me semble un peu trop réservé dans la défense de son idée parfaitement juste; la démonstration peut être faite chez toutes les Ascidies que j'ai vues. J'aurai à faire mes réserves quant au terme de cellules qu'il applique aux globules du testa. METSCHNIKOFF (8) déclare, du reste, qu'il n'a pas pu découvrir de noyau dans ces cellules, mais les a trouvées mobiles, amiboïdes, et ne renfermant que de fines granulations et quelques vacuoles. Il est entièrement d'accord avec KUPFFER sur la question de leur origine.

SEMPER (10 et 11) fait peser tout le poids de son autorité en faveur de l'opinion soutenue par KUPFFER et par METSCHNIKOFF, et en démontre la justesse en faisant expérimentalement produire aux œufs ces *gouttelettes* du testa, comme il les appelle. Les ovules tirés soit de l'ovaire, soit de l'oviducte, et soumis pendant un temps plus ou moins prolongé à l'influence de l'acide acétique ou chromique dilués, de l'eau douce, ou même simplement de l'eau de mer, expulsent du sein de leur vitellus, et cela sous les yeux de l'observateur, une série de gouttelettes que SEMPER identifie avec celles du testa larvaire. Cette expulsion a lieu facilement, lorsque les gouttelettes étaient déjà préformées et visibles dans la masse vitelline avant l'expérience. Dans le cas contraire, elle n'a lieu que tardivement ou pas du tout. J'avoue pour ma part que je ne suis pas persuadé que tout ce que SEMPER comprend sous le nom de globules du testa mérite bien ce nom. J'ai moi-même assisté aux phénomènes dont parle SEMPER, et j'ai vu de véritables corpuscules du testa sortir, comme il le dit, du vitellus approchant de l'époque où l'expulsion aurait eu lieu naturellement. Mais ces gouttes qui sortent

Digitized by Google

d'ovules, encore très éloignés de la maturité, lorsqu'on les laisse séjourner pendant plusieurs heures dans un liquide qui ne leur est nullement indifférent, appartiennent-elles à la même catégorie ? cela me semble très douteux. Chez toutes les espèces qu'à étudiées SEMPER, à savoir : *Molgula nana, Phallusia pedunculata, Cynthia depressa* et *Clavelina vitrea*, les gouttelettes ne sortent facilement que lorsqu'elles sont préformées dans le vitellus ; dans le cas contraire, elles se reproduisent si difficilement, qu'il me paraît fort douteux que ce soient de véritables globules du testa larvaire. Chez *Clavelina*, SEMPER a exécuté l'expérience suivante, qui me paraît irréprochable : prenant dans l'oviducte un œuf déjà fécondé, chez lequel une partie seulement des gouttelettes se sont isolées, il le place dans de l'eau de mer et voit les autres globules effectuer, sous ses yeux, leur sortie du sein du vitellus. Si toutes ces expériences prouvent d'une manière irréfutable que les globules sortent bien du vitellus, elles ne nous enseignent rien quant à leur origine première. Nous aurons à réfuter plus loin l'identité que SEMPER cherche à établir entre ces éléments et les globules polaires.

Dans sa monographie de l'*Anurella* (12), DE LACAZE DUTHIERS ne se prononce pas sur l'origine première des corpuscules en question ; mais en réponse aux conclusions de SEMPER, il doute que les gouttelettes, expulsées sous l'influence de certains liquides, soient pareilles aux corpuscules du testa. C'est aussi mon opinion, mais seulement en ce qui concerne les ovules mal mûrs. Chez ceux qui sont au terme de leur développement, la sortie du sein du vitellus ne saurait être l'objet d'un doute ; s'il répugne actuellement d'admettre la réalité de ce processus, cela tient à ce que le fait semble isolé et sans analogies chez d'autres animaux. Mais quand j'aurai démontré, ainsi que je me propose de le faire, que ces phénomènes sont au

Digitized by Google

contraire très répandus dans le règne animal, cette objection tombera d'elle-même.

Un nouveau mémoire de KOWALEVSKY (13) ne nous intéresserait guère, puisque l'auteur maintient absolument ses anciennes opinions erronées sur l'origine des globules du testa aux dépens des cellules folliculaires, si ce n'était qu'elles portent sur un type de tunicier, le *Pyrosoma*, qui n'a pas été étudié par d'autres naturalistes à ce point de vue spécial. Entre les cellules du follicule et la surface du vitellus, se voit une fente, dans laquelle l'auteur a cru voir ces cellules, en train de pénétrer dans la surface de l'ovule. Naturellement le fait n'a pas été suivi directement, mais simplement reconstruit d'après des images isolées, qui peuvent également bien servir à démontrer la proposition inverse pour peu qu'on les combine autrement. Dans l'œuf mûr, ces corpuscules sont réunis par petits groupes, et leur ressemblance avec les corpuscules du testa des Ascidies est très frappante. USSOW (15) ne confirme pas seulement les idées de KOWALEWSKY, dans ce qu'elles ont d'erroné, mais il va même jusqu'à affirmer que chez les Ascidies. « Les corpuscules jaunes ne sont, « par le fait, que des cellules du follicule de GRAAF qui se « disposent en une couche autour de la cellule-œuf déjà « formée. » Un tel énoncé ne mérite même pas les honneurs d'une réfutation.

Dans mon mémoire (16) déjà cité plus haut, après avoir décrit l'origine des cellules folliculaires, j'ajoutai : « Les cellules du testa se forment plus tard, au moment « où le vitellus est devenu opaque, par le procédé fort « bien indiqué par KUPFFER. » Il semble impossible d'interpréter cette phrase dans le sens que j'aurais fait dériver les globules du testa de la vésicule germinative.

M. GIARD (19) se rallie à l'opinion de USSOW, et ajoute que les cellules de la granuleuse chez *Ctenicella* (*Lithone-*

Digitized by Google

phria) *eugyranda*, ne dérivent nullement de la vésicule germinative, qui ne prend aucune part à ce processus. Personne, à ma connaissance, n'a jamais avancé l'opinion que M. Giard se donne la peine de réfuter. Puis il continue : « Les cellules migratrices s'enfoncent profondément « dans le vitellus et peuvent même s'appliquer contre la « vésicule germinative... Bientôt ces cellules se gonflent, « présentant une paroi bien nette, et leur contenu se di- « vise en deux, quatre, six masses protoplasmiques; puis « la paroi disparaît et ces masses sont expulsées peu à « peu à la surface de l'œuf... » Telle serait l'origine des cellules du testa. Je ne sais si l'espèce en question se comporte comme la Molgule que j'ai étudiée; l'interprétation de l'auteur s'expliquerait dans ce cas sans être juste. Le fractionnement du contenu des globules n'est certes pas une véritable division cellulaire.

Les données de SEELIGER (23) sont si contraires, non seulement aux faits, mais même à la vraisemblance, que nous voudrions les passer sous silence, ne fut-ce que par égard pour leur auteur, si ce n'était que quelques naturalistes semblent les avoir prises au sérieux. Ce jeune écrivain pense que les cellules mésodermales qui avoisinent l'ovule pénètrent dans son intérieur; mais comme elles le trouvent déjà enveloppé de tous côtés par les cellules du follicule, elles poussent ces dernières devant elles et les font pénétrer à leur place dans le vitellus. Ici les immigrantes se multiplient et vont former, à la surface, l'enveloppe continue du testa. Ces corpuscules, grossis aux dépens du vitellus et qui s'interposent entre lui et le courant sanguin, seraient pour lui des organes de nutrition! Plus tard le vitellus, les digérerait, et se trouverait entouré seulement par le follicule. Mais l'œuf mûr est entouré de deux enveloppes. Comment accorder ce fait avec la singulière théorie que je viens de résumer? L'auteur y parvient

Digitized by Google

en inventant une théorie plus singulière encore. L'ovule approchant de sa maturité grossirait rapidement et repousserait en dehors les cellules du follicule, qui iraient se rejoindre un peu plus loin, pour constituer une nouvelle enveloppe. Quelques-unes d'entre elles resteraient en arrière et deviendraient la couche du testa. Faut-il rappeler que ces hypothèses sans fondement réclament l'existence d'un stade intermédiaire, où l'ovule n'aurait qu'une enveloppe, après en avoir eu deux, et que ce stade n'existe que dans l'imagination de l'auteur? Le savant viennois fait en tous cas bien bon marché des différences histologiques considérables qui séparent ces deux sortes de corpuscules, puisqu'il fait si facilement passer un élément d'une couche à l'autre. Ses recherches ayant été faites sur une *Clavelina*, j'ai revu spécialement l'ovaire de ce genre, mais, comme l'on pouvait s'y attendre, les choses ne se passent pas autrement ici que chez les autres ascidiens; seulement les éléments folliculaires et granuleux sont presque de même grosseur, en sorte qu'une confusion est plus facile et plus excusable qu'ailleurs.

J. Playfair Mac Murrich (21) a expérimenté sur les œufs mûrs, ou presque mûrs, de *Ascidia amphora* et de *Cynthia depressa*, en suivant à peu près la méthode de Semper, mais avec d'autres réactifs. Un séjour plus ou moins prolongé dans l'eau de mer fait sortir, dans la plupart des cas, les corpuscules de la granuleuse. Le picro-carmin dilué et l'acide acétique très faible produisent le même effet, ce dernier, avec une forte rétraction du vitellus. En revanche, les réactifs qui produisent une fixation plus rapide, tels que le picro-carmin concentré ou l'acide osmique, ne font point apparaître de corpuscules, ou les montrent enfoncés dans la couche superficielle du vitellus. Ces globules sont dépourvus de noyau et renferment seulement quelques granulations lécithiques, semblables à

Digitized by Google

celles du vitellus ; ce seraient donc des parcelles du vitellus, chassées par le retrait de ce dernier. Je ne puis souscrire qu'en partie à ces conclusions ; les granulations ne me semblent pas identiques à celles du vitellus, et j'ai vu trop souvent des corpuscules du testa, préformés dans l'intérieur de ce dernier, pour pouvoir admettre que ce soient seulement des fragments vitellins chassés par une rétraction, si énergique soit-elle.

Roule (24) est d'avis tout différent. D'après ce naturaliste, les globules du testa seraient formés par le même processus que ceux de la coque ou follicule. Une fois la coque complètement formée, les noyaux continueraient à se produire autour de la vésicule germinative, mais plus lentement, et, se transportant à la surface, viendraient y former la seconde enveloppe, celle du testa. Ne seraient-ce pas des cellules retardataires du follicule, que Roule aurait prises pour celles du testa ? Ces dernières ne se forment à mon avis que beaucoup plus tard, dans la partie superficielle du vitellus, et n'ont pas de noyau, du moins pas au début.

Enfin Sabatier (26) émet, sur les globules granuleux, une opinion qui se rapproche tout à fait de la mienne (16 et 28) ; j'ai peine à comprendre pourquoi cet auteur veut absolument m'attribuer, au sujet de la genèse de ces corpuscules, une manière de voir que j'ai expressément réservée à ceux du follicule. Comme moi, l'auteur français a vu les globules de la granuleuse se séparer lentement et progressivement de la partie superficielle du vitellus, dans laquelle ils se différencient. Il les a vus sortir du globe vitellin comme des gouttelettes, et fait observer avec raison, que les granulations qu'ils renferment ne répondent pas à celles du vitellus. Ce ne sont pas des grains lécithiques, mais bien des formations à part. La substance fondamentale du globule est riche en proto-

Digitized by Google

plasme, mais pauvre en substance nucléaire. Chez *Ciona intestinalis*, la couche des corpuscules du testa est simple et régulière, chez *Molgula socialis* et *nana*, *Phallusia (Ascidia) mamillata* et *cristata*, *Cynthia microcosmus* et *papillosa*, *Ascidia villosa* et *canina*, cette couche est partielle et discontinue ; chez *Botrylloïdes rubrum* enfin, elle est multiple et composée de plusieurs stratifications. Ces globules vont se loger dans une couche de gelée ; dans les cas où cette gelée fait défaut, ils s'aplatissent en sortant et prennent une forme lenticulaire. Leur sortie mettrait parfois en évidence une membrane très mince qui mériterait seule le nom de membrane vitelline. L'auteur ne se prononce pas d'une manière parfaitement claire sur leur lieu d'origine, qu'il place cependant plus ou moins près de la surface du vitellus, et loin de celle de la vésicule germinative ; il combat à ce propos l'opinion erronée qu'il me prête, je ne sais trop pourquoi. Les granulations jaunes que renferment les globules du testa seraient analogues à ceux qu'on trouve souvent dans des cellules en voie de dégénérescence, et seraient souvent placés tout contre la paroi de ces corpuscules, comme s'ils étaient en train d'être éliminés. Ces mêmes grains jaunes se rencontreraient aussi dans les cellules folliculaires. En ce qui concerne les relations de ces éléments avec ceux du follicule, l'auteur déclare « qu'il n'existe probablement pas « une différence radicale entre ces deux ordres de pro- « duction. Les cellules folliculaires et les cellules granu- « leuses sont, les unes et les autres, des éléments éliminés « du sein du vitellus à des époques différentes de l'ovo- « genèse. » Je ne saurais partager cette manière de voir en ce qui concerne les genres *Ascidia* et *Ciona*, et je continue à soutenir que la genèse de ces deux sortes d'éléments présente des différences profondes.

Je serai très bref dans la description de mes propres

Digitized by Google

observations et me dispenserai de revenir sur les points qui sont suffisamment élucidés par les travaux que je viens de résumer, aussi fidèlement qu'il est possible de le faire dans un espace aussi restreint. La théorie qui faisait dériver ces globules des cellules folliculaires me paraît suffisamment réfutée par les travaux de KUPFFER, de SEMPER, de ROULE et les miens ; l'on est généralement d'accord qu'ils se forment au sein du vitellus, mais le lieu précis de leur origine est encore sujet à discussion. KUPFFER les attribue à un fractionnement superficiel de la couche la plus externe, tandis que ROULE les fait naître au contact de la vésicule germinative, et que SABATIER incline à les faire produire plus près de la surface. Les avis diffèrent également quant à l'époque de leur formation, qui varie du reste d'une espèce à l'autre. Se forment-ils seulement au moment où nous les voyons sortir, ou bien se différencient-ils longtemps d'avance au milieu de la substance vitelline ? L'observation des œufs vivants, examinés dans le sang de l'animal, pourvu que l'on choisisse une espèce dont le vitellus ne soit pas opaque à l'état vivant, et que l'on se serve d'un bon éclairage et d'une bonne lentille à immersion homogène, suffit déjà à répondre à cette question. Chez *Ascidia mentula* ou *mamillata*, on voit des taches claires et à peu près équidistantes apparaître dans la partie superficielle du vitellus, tout près de la surface, de telle façon que la tache touche à la périphérie ou n'en est séparée que par un espace moindre que le diamètre de la tache elle-même. Les contours sont déjà nets, et le contenu semble granuleux. Chez des ovules plus gros, ces corpuscules deviennent toujours plus distincts, et finissent par venir faire saillie à la surface, à l'époque où la vésicule germinative se rétrocède et disparaît.

Pour se rendre un compte plus exact de ces processus,

Digitized by Google

il faut avoir recours aux préparations durcies par les mélanges à base d'acide osmique. L'on voit alors que les globules du testa subissent une série régulière de modifications de structure qui n'ont été vues par aucun auteur, pas même les plus récents. Nous nous bornerons à décrire trois états principaux, sans nous arrêter à toutes les transitions insensibles qui les relient et que l'on peut facilement se représenter par la pensée. Le premier état est celui qui se rencontre dans des ovules qui ont à peu près la moitié de leur grandeur totale. Les globules sont un peu irréguliers de forme, et composés uniquement de vésicules arrondies qui se touchent toutes. Si l'on ne considère que le contenant, au lieu du contenu, on a devant soi un réseau à mailles complètes et assez régulières. A cette époque, les corpuscules ne prennent pas le carmin, et encore moins l'hæmoxyline. Le second stade est atteint, chez la plupart des ascidiens, au moment où l'ovule a pris toute sa croissance, mais renferme encore une vésicule germinative intacte. Les corpuscules sont toujours pleins de vacuoles vésiculeuses, seulement ces vacuoles se sont placées sur un seul rang, tour autour du globule, laissant au milieu un petit amas de la substance qui constitue les parois des vésicules. Cet amas central est lui-même creusé d'une cavité, plus petite que les autres vacuoles. Cette partie du corpuscule se colore dans le carmin et ressemble alors à un noyau, sauf l'absence d'un réseau nucléaire. L'hæmoxyline et les vrais colorants nucléaires ne l'affectent en aucune façon, d'où je conclus qu'il ne s'agit point ici d'un véritable cytoblaste.

Enfin le troisième et dernier stade est celui que les auteurs ont décrit, celui dans lequel le contenu du corpuscule est devenu homogène, ou peut s'en faut, avec un certain nombre de granules, dispersés sans ordre dans son étendue. Ces granules commencent par être très pe-

Digitized by Google

tits, et deviennent ensuite plus gros. Leur taille et leur nombre varie suivant les espèces, mais le chiffre le plus fréquent est d'une dixaine environ. L'acide osmique ne fait pas brunir ces granulations d'une manière sensible; le carmin et diverses couleurs d'aniline n'y pénètrent pas. Leur couleur jaunâtre ferait penser à des urates, tels qu'on les rencontre dans certaines cellules des Mollusques, mais je n'ai pas fait les réactions nécessaires pour m'en assurer.

Les règles que je viens d'établir subissent deux exceptions, l'une chez les Molgules, où les corpuscules qui semblent au premier abord correspondre à ceux du testa des autres ascidiens, ont une structure si particulière, qu'ils méritent une place à part; l'autre, chez *Pyrosoma*, où la structure vésiculeuse ou réticulée persiste, jusqu'après l'époque de la formation de l'embryon.

Chez *Molgula impura*, les corpuscules que l'on est tenté de placer dans la même catégorie que ceux du testa larvaire, si l'on ne tient compte que de l'époque de leur formation et de leur position en dedans de l'enveloppe folliculaire, diffèrent cependant de ces corpuscules par plusieurs points essentiels. Ils sont composés chacun de deux à trois masses réfringentes, à la manière des corps albumineux compactes, et renfermés dans une mince membrane. En un point de cette enveloppe, et généralement à l'endroit où les trois masses se rencontrent, on voit un noyau, assez petit, mais vésiculeux et retenant très bien les colorations nucléaires. Ce noyau et cette membrane se voient encore un certain temps après que les corpuscules sont sortis du vitellus. Sur des coupes de l'ovaire de cette espèce, j'ai fréquemment rencontré, à l'époque où la couche des globules est incomplète, quelques-uns d'entre eux enfoncés assez profondément dans le vitellus. Je n'en ai pas rencontré qui fussent en

Digitized by Google

contact avec la vésicule germinative, en sorte que je ne puis me prononcer sur leur lieu d'origine. Mais la structure suffit à elle seule à établir une différence profonde entre ces globules et ceux du testa larvaire des *Ciona;* il me semble que nous avons affaire ici à une formation *sui generis*, qui tient le milieu entre les cellules du follicule et les globules granuleux des Ascidies proprement dites.

C'est pour n'avoir pas tenu compte de tous les états successifs, que les descriptions des auteurs sont si peu précises et si peu d'accord. La phase réticulée a peut-être été confondue avec les cellules du follicule et pourrait expliquer quelques-unes des méprises de SEELIGER. Le stade avec l'amas central est, sans doute, celui qu'ont vu les auteurs qui parlent de l'existence casuelle d'un noyau dans les globules du testa.

Pour moi, ces corpuscules de la granuleuse, laissant de côté l'œuf des Molgules, sont des différenciations de la partie superficielle du vitellus, sans participation aucune de la vésicule germinative, et formées d'une substance dont la nature me paraît encore très douteuse. Elles sont certainement préformées depuis longtemps au sein du vitellus, à l'époque où SEMPER et SEELIGER ont réussi à les faire sortir artificiellement par les réactifs chimiques. Je n'ai de doute qu'au sujet des gouttelettes que SEMPER a fait sortir d'ovules très jeunes, car on peut en obtenir, par ces procédés, à la surface d'œufs qui n'ont jamais d'enveloppe du testa, tels que ceux des Oursins.

Chez *Ascidia mentula* et d'autres Ascidies, les corpuscules sont d'abord disposés par traînées régulières et prennent ensuite un arrangement plus uniforme.

La couche de gelée, dans laquelle ces globules sont logés après la ponte, est d'épaisseur très variable suivant les espèces. Je ne sais si elle émane du vitellus ou des

Digitized by Google

corpuscules. En tout cas, cette couche, composée de substance amorphe et de globules, n'est pas partout aussi inutile qu'on l'admet actuellement. KROHN (1), et plus tard KOWALEVSKY (2) admettent que la gelée, est l'origine du testa de l'adulte, et que les globules sont le point de départ de la formation des cellules du manteau du Tunicier. O. HERTWIG (9) est le premier qui se soit élevé contre cette opinion évidemment erronée, et qui ait montré que le testa définitif apparaît à la surface de l'épiderme de la larve, sous forme d'une couche mince, qui s'épaissit ensuite par l'addition de nouvelles couches, semblables à la première, et dans lesquelles se trouvent englobés quelques éléments cellulaires de cet épithélium. Cette substance, sécrétée par l'ectoderme, présente dès l'abord les réactions caractéristiques de la tunicine, tandis que la gelée qui entoure l'œuf se colore seulement en brun par l'iode et l'acide sulfurique. SEMPER (11) confirme les faits fondamentaux du travail de HERTWIG, et KOWALEVSKY lui-même s'y rallie (13) en ce qui concerne le Pyrosome; ces faits sont généralement admis, malgré l'opposition de Ussow (15) qui persiste à dériver le manteau de l'adulte de la gelée et des corpuscules granuleux. Pour ma part, j'en reconnais la parfaite justesse en ce qui concerne *Ciona intestinalis* et *Ascidia mamillata;* chez ces ascidiens, et sans doute aussi chez les autres représentants de cette famille, les enveloppes de l'œuf n'ont qu'une durée éphémère et ne peuvent servir qu'à protéger temporairement l'embryon, jusqu'au moment où apparaît le manteau définitif. Mais il n'en est pas de même de tous les Tuniciers. Chez le genre *Doliolum*, dont j'ai suivi le développement en 1870, la couche de gelée et les corpuscules granuleux persistent pendant fort longtemps et remplissent une fonction qui ne manque pas d'importance. En effet, c'est cette couche qui constitue la coque

Digitized by Google

fusiforme, dont la larve du Barillet est enveloppée jusqu'au moment de sa métamorphose. La queue se résorbe alors et la coque se déchire et tombe. Son rôle est donc passager, mais je ne pense pas que le jeune Barillet fut en état de se passer de cet organe provisoire, que KROHN a déjà fort bien décrit et qui a été revu par GEGENBAUR, L'espace, qui sépare de tous côtés le Doliolum de sa coque, est rempli par une gelée qui le maintient en place et transmet à la coque flexible les mouvements natatoires de la queue. Le manteau définitif apparaît à la surface du corps de la larve enfermée dans cette gelée, et cela par les procédés fort bien décrits par HERTWIG pour les larves d'Ascidies. Chez ces dernières, la coque larvaire est étroitement serrée contre le corps, et son rôle est encore moins important que chez le Barillet, mais elle existe pourtant, et il n'est pas douteux qu'elle ne soit un organe de protection, pendant les quelques heures qui s'écoulent entre le moment où la larve éclôt et celui où elle s'entoure déjà d'un testa définitif suffisamment épais. Tous les auteurs, qui se sont occupés de ce sujet jusqu'à présent, se sont partagés en deux camps ; les uns regardaient la couche granuleuse avec sa gelée comme l'origine du manteau, les autres en faisaient un organe rudimentaire et sans aucune utilité. Le juste milieu n'a pas encore trouvé de défenseurs, et pourtant c'est là, comme d'habitude, qu'il faut chercher la vérité. Il me semble admissible que ce testa larvaire, comme je n'hésite pas à l'appeler, ait joué un rôle plus considérable chez les ancêtres des Tuniciers actuels, et que ses fonctions aient diminué, à mesure que la véritable tunique est devenue plus importante et plus précoce. Les faits que nous offre le développement du Barillet sont un puissant motif en faveur de cette manière de voir.

Il est encore un point, relatif au testa larvaire de *Dolio-*

Digitized by Google

lum, qui mérite une explication. Si l'on considère une larve éclose et commençant à nager (Pl. VIII, fig. 3), on est frappé de la forme de fuseau qu'affecte l'enveloppe externe, et l'on se demande comment cette forme a bien pu se produire, d'autant plus que cette coque est beaucoup plus grande qu'il ne faudrait pour contenir l'animal. La réponse à ces questions se trouve dans l'histoire embryogénique du Barillet, que j'ai étudiée en 1870 et dont je donne ici quelques dessins faits à cette époque. Si je mentionne cette date ce n'est point pour élever une réclamation quelconque de priorité vis-à-vis du travail d'Oulianine, car les publications seules font date ; c'est seulement pour indiquer que mes observations sont indépendantes de celles du zoologiste russe, et aussi pour expliquer pourquoi je m'abstiens de porter un jugement sur divers points de cette histoire que je n'ai pas eu l'occasion de revoir depuis sa publication. Je me borne absolument à ce qui a trait à la coque larvaire, que mon savant collègue à un peu négligée dans sa communication préliminaire. D'après lui, l'œuf, encore renfermé dans l'ovaire, s'entoure d'une couche épaisse et multiple de cellules très petites, formées, à en croire quelques observations isolées, aux dépens de la vésicule germinative. Ces cellules que l'auteur nomme toutes indistinctement folliculaires, sécrèteraient au côté interne, c'est-à-dire entre elles et le vitellus, une cuticule qui subsiste jusqu'au complet développement du Barillet. Lorsque l'embryon est complètement formé, « il se forme « deux vésicules ectodermales provisoires. Il apparaît « d'abord à l'extrémité antérieure du corps une petite « boursoufflure de l'ectoderme qui croît fortement et « rapidement, et forme bientôt une vésicule étirée en lon- « gueur. Cette poche ectodermale disparaît aussi vite « qu'elle s'est formée. L'autre vésicule, qui a son siège « entre la queue et le corps de la larve, se forme un peu

Digitized by Google

« plus tard. » L'auteur ne dit pas un mot sur l'usage et la portée, physiologique ou autre, de cette vésicule.

Mes recherches avaient porté sur le *Doliolum denticulatum*, espèce très commune à Messine. Ici la vésicule antérieure n'apparaît pas sous forme de boursouffure, comme c'est le cas de l'espèce observée par Oulianine, mais comme un long tube cellulaire dont le canal est presque nul ; le corps est mince à cette époque (Pl. VIII, fig. 2 *c*) et la queue est déjà formée, en sorte que l'animal entier ressemble à un ver replié sur lui-même. Quoique les limites antérieure et postérieure du corps ne soient pas très marquées, on peut cependant les distinguer aux différences de diamètre que l'embryon vermifore présente en ces endroits. On remarquera sur les figures (Pl. VIII, fig. 3 *t*) que la coque se moule très exactement sur l'embryon, quelque soit la position qu'il prenne ; elle est donc molle à ce moment et ne devient rigide que plus tard. Le processus cylindrique antérieur se forme lentement chez mon espèce et subsiste pendant longtemps : il vient un moment où il se gonfle et se change en une vésicule allongée, fusiforme. Ce gonflement s'opère rapidement et a pour effet de donner à la partie antérieure de la coque la forme qu'elle est destinée à garder. En même temps, l'embryon tout entier se redresse, et la couche de gelée qui le sépare de sa coque devient toujours plus abondante. La vésicule antérieure se ratatine très rapidedement, mais elle ne disparaît pas pour cela. On la retrouve, en train d'être résorbée, à côté de l'ouverture buccale, et sa disparition n'est que graduelle. C'est au moment où elle se vide, que la vésicule postérieure, déjà décrite par Krohn, commence à se gonfler. La coque, entièrement débarrassée des cellules du testa qui adhéraient à sa surface, conservera sa forme, jusqu'au moment où elle se déchirera pour livrer passage au jeune Barillet.

Digitized by Google

La gelée qui remplit la coque est probablement un produit de la sécrétion de ce dernier, et son épiderme se couvre d'une couche de testa définitif, après la disparition de la vésicule antérieure.

LES GLOBULES POLAIRES

Les œufs ovariens des ascidiens, arrivés à complète maturité, n'ont plus leur vésicule germinative ; tous les auteurs qui y ont fait attention sont d'accord sur ce point. C'est si je ne me trompe, STEPANOFF (3) qui a, le premier, signalé ce fait pour *Phallusia intestinalis ;* seulement, d'après l'auteur russe, la tache germinative resterait après la disparition de la vésicule. C'est une erreur bien excusable et dans laquelle bien d'autres naturalistes sont tombés, avant les recherches récentes sur les phénomènes de maturation de l'ovule. Les œufs des Tuniciers sont tout particulièrement défavorables à l'observation de ces phénomènes, à cause de leurs enveloppes qui nuisent à la clarté des images. Néanmoins, j'ai rencontré de loin en loin des objets qui ne me laissent aucun doute sur ce point. Les processus sont exactement les mêmes que chez les Étoiles de mer, seulement ils se passent, comme chez les Oursins, au sein de l'ovaire. J'ai vu des vésicules germinatives ratatinées, j'ai vu des amphiasters de rebut, et enfin j'ai vu des globules polaires. Pour voir ces choses, il faut dilacérer ou mettre en coupes des ovaires d'individus au moment de la pleine reproduction, colorer faiblement, décolorer jusqu'à ce que les noyaux seuls conservent encore la couleur, et éclaircir dans l'essence et le baume. Les globules polaires sont au nombre de deux et se distinguent facilement des globules du testa, d'abord par la présence d'un noyau, puis par les dimensions, et

Digitized by Google

enfin par la position, car ils sont logés sous le testa larvaire, dans un espace lenticulaire compris entre ce dernier et la surface du vitellus.

Il va sans dire que ce qui reste dans le vitellus, après la sortie des globules polaires, n'est pas la tache germinative, mais bien le pronucléus femelle. Ce pronucléus est plus dense et plus foncé que chez les œufs d'autres animaux, ce qui explique l'erreur de ceux qui l'ont pris pour un nucléole devenu libre.

Que faut-il penser après cela de l'opinion de SEMPER, qui cherche à identifier les globules du testa avec les globules polaires des autres animaux et en particulier des Mollusques ? L'absence de noyau, l'origine indépendante de la vésicule germinative, le nombre, tout concourt à renverser cette hypothèse qui ne pouvait se soutenir que dans un temps où les phénomènes de maturation n'étaient pas encore connus. Les seules formations, que l'on pourrait encore songer à comparer à des globules polaires, sont les cellules du follicule ; mais le genre de participation de la vésicule germinative est tout autre, puisqu'il n'y a aucun phénomène de caryokinèse, et de plus, la chose ne se passe que dans des œufs tout jeunes, tandis que l'expulsion des globules polaires se produit chez des ovules presque mûrs. Entre ces deux phénomènes, intervient toute la période de naissance des corpuscules du testa larvaire, pendant laquelle la vésicule germinative reste passive.

Si les phénomènes de maturation sont les mêmes chez les Tuniciers que chez d'autres animaux, que chez les Échinodermes, les Annélides, les Gastéropodes, par exemple, il est évident que la formation des enveloppes de l'œuf appartient à un tout autre ordre de faits. Le testa larvaire n'a pas, que je sache, de corrélatif chez des animaux étrangers à la classe des Tuniciers. Mais la forma-

Digitized by Google

tion des cellules du follicule m'a paru beaucoup plus répandue qu'on ne le pense.

Déjà sur les figures de coupes d'ovaires de têtards de *Bombinator* que renferme le magnifique atlas de GOETTE (14), on voit des cellules dans la profondeur du vitellus encore transparent. BALBIANI a vu des images analogues chez des Mammifères, mais il donne à ces noyaux, rencontrés dans le vitellus, le nom de vésicule embryogène. Cette dénomination se rapporte à une théorie ingénieuse, mais qu'il n'y a pas lieu de discuter en cet endroit.

NUSSBAUM (18) est, je crois, le premier, en ce qui concerne les Vertébrés, qui fasse provenir ces noyaux de la vésicule germinative par suite d'un fractionnement de cette dernière. CADIAT (*Anatomie générale*) pense aussi que ces cellules naissent dans le vitellus, mais il place leur lieu d'origine tout à la périphérie de l'ovule. J'ai moi-même indiqué, en passant, ma manière de voir, dans une note très brève (28). Pour moi, les phénomènes, chez les Vertébrés de toutes les classes, sont analogues à ceux de la formation du follicule chez les Tuniciers, c'est-à-dire que les cellules en question prennent naissance au contact et avec participation de la vésicule germinative, pour aller ensuite saillir à la surface. SABATIER (29) enfin confirme ces vues étant arrivé, de son côté, à des opinions toutes semblables. « Comme M. Fol, dit le savant de Montpellier, j'ai observé « des phénomènes semblables chez des Vertébrés inférieurs et supérieurs : chez les poissons, les amphibiens, « chez les chiens, les chats, le veau et chez la femme, j'ai « constaté cette élimination du sein du vitellus de corpuscules destinés à devenir les cellules du follicule de « Graaf. » Mais SABATIER admet que les cellules du follicule se forment sans participation de la vésicule germinative. A cet égard, mes recherches m'ont amené à un résultat différent. J'ai vu chez la grenouille, le triton, le

Digitized by Google

lapin, le chat et même une fois chez la femme des images que je ne peux expliquer, qu'en admettant que le noyau de ces cellules migratrices dérive directement d'un fragment du réseau nucléaire de l'ovule. Ce qui me manque encore, ce sont des images qui donnent la preuve irrécusable que les cellules, rencontrées dans le vitellus, suivent une marche centrifuge et non centripète. Quelque improbable que soit cette dernière hypothèse, il est bien difficile de la réfuter chez les Vertébrés, avec des arguments qui puissent définitivement trancher la question. En tout cas, j'ai peine à croire que ces cellules, nées par voie endogène dans le sein de l'ovule, puissent former tout le revêtement épithélial du follicule de Graaf des Mammifères.

Ch.-S. Minot (17) à émis en 1880 une théorie ingénieuse, sur les rapports entre l'histogénèse des produits sexuels et la sexualité du produit. D'autre part, les études de Sabatier l'ont amené à des vues presque identiques à celles du naturaliste américain (29). Je n'aborderai pas ce sujet, qui ne saurait être convenablement traité que dans un mémoire spécial, et je m'estimerai heureux, si les faits d'observation que j'ai rapportés dans le mémoire actuel peuvent fournir des matériaux utiles pour l'édification de cette importante théorie.

RÉSUMÉ

Je vais, pour la commodité du lecteur, tâcher de condenser en quelques phrases les principales conclusions de ce travail.

L'œuf de la plupart des Tuniciers, arrivé à parfaite maturité, se compose d'un vitellus granuleux, contenant un pronucléus femelle. A la surface de ce vitellus se trouvent deux globules polaires. Une couche de gelée, contenant de très nombreux corpuscules sans noyau, entoure à

Digitized by Google

la fois le vitellus et ses globules polaires. Enfin la surface est occupée par une couche de cellules nucléées, à contenu spumeux, à savoir le follicule. Parfois cette enveloppe est double, et alors la couche la plus externe est formée de cellules tout à fait plates et reliées par leurs bords en une membrane continue.

Les globules polaires et le pronucléus femelle résultent de la division d'une vésicule germinative qui existe jusqu'aux approches de la maturité, et qui comprend un nucléole ou tache germinative, un réseau nucléaire, et une enveloppe nucléaire qui fait partie du réseau.

Les corpuscules du testa larvaire sont homogènes et renferment un certain nombre de grosses granulations jaunâtres. Avant de revêtir cette forme, ils ont une texture vésiculeuse, mais sont toujours dépourvus d'un noyau véritable. Ce sont des émanations de la partie superficielle du vitellus, au moment où celui-ci a atteint ou dépassé la moitié de sa taille définitive.

Une Molgule possède, à la place de ces corpuscules, des cellules nucléées, distendues par les masses homogènes qu'elles contiennent.

Les cellules du follicule, que la couche en soit simple ou double, sont munies de noyaux parfaitement évidents. Le corps cellulaire est creusé, dans la plupart des cas, d'une quantité de vacuoles qui lui donnent une texture spumeuse. Cette disposition ne se montre pas avant que la couche ne soit complète, et que les cellules soient arrivées à la surface depuis un certain temps. Elles prennent naissance au contact de la vésicule germinative, de telle façon que leur noyau provient d'un petit bourgeon, solide ou creux, de substance chromatique de la vésicule germinative, et que le corps cellulaire dérive du vitellus. Ces cellules apparaissent successivement pendant une période assez prolongée, et dans ce cas, la tache germinative reste visible tout le temps ; ou bien elles naissent en grand nom-

Digitized by Google

bre à la fois, et alors le nucléole disparaît pendant ces poussées. Cette formation endogène cesse avant le moment où le vitellus commence à s'assombrir. Il n'y a pas le moindre rapport entre ces éléments du follicule et ceux du testa larvaire, ni quant à l'époque de production, ni quant à la constitution histologique.

Les corpuscules granuleux et la couche de gelée n'ont aucun rapport avec le manteau du Tunicier adulte, mais ils constituent un organe de protection provisoire ou larvaire, qui acquiert une certaine importance et une certaine durée chez le genre *Doliolum*.

Le travail que l'on vient de lire a été entrepris en 1876 et continué, par intervalles, pendant les années suivantes, tant dans mon laboratoire zoologique de Villefranche sur mer que dans le laboratoire d'embryologie de l'Université de Genève. J'aurais voulu le livrer à la publicité, lorsque mes études sur les phénomènes analogues présentés par d'autres animaux, et, en particulier par les Vertébrés, auraient été assez avancés pour permettre une exposition d'ensemble. Toutefois, des occupations plus pressantes étant venues interrompre ces recherches, je me suis décidé à en faire connaître la première partie, relative aux Tuniciers. La rédaction de ce mémoire était assez avancée lorsque je reçus un mémoire de SABATIER (26), sur le même sujet. J'aurais pu discuter les résultats de cet auteur dans un appendice, mais les points de contact avec les résultats de mes propres recherches sont si nombreux, que j'ai préféré remanier complètement mon mémoire et le mettre à jour pour la date de sa publication. Je devais au lecteur cette explication pour obtenir son indulgence dans le cas où il subsisterait encore quelque désordre ou quelques répétitions dans mon exposé.

Digitized by Google

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Krohn, A., Ueber die Entwickelung der Ascidien. Müllers Archiv, 1852, p. 312.

2. Kowalevsky, A., Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. des Sciences de St-Pétersbourg, t. X, n° 15, 1866.

3. Stepanoff, P. Bullet. Acad. de St-Pétersbourg, 1869, t. XIII, p. 208.

4. Kupffer, C., Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI, p. 120. 1870.

5. Ganin, M., Neue Thatsachen aus der Entwickelungsgeschichte der Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20, p. 512. 1870.

6. Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII, p. 103. 1871.

7. Kupffer, C., Zur Entwickl. der einf. Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII, p. 364 et suiv. 1872.

8. Metschnikoff, E., Zur Entw. der einf. Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII, p. 339. 1872.

9 Hertwig, O., Untersuch. üb. d. Bau u. d. Entwickl. d. Cellulosemantels d. Tunicaten. Jen. Zeitsch. Bd. VII, p. 46, 1873.

10. Semper, C., Verhandlungen d. phys.-med. Gesellschaft in Würzbourg, Bd. VII, VIII, n. F. p. 6. 1873.

11. Semper, C., Ueber d. Entstehung d. gesch. Cellulose-epidermis der Ascidien. Arbeit a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg, 1874, p. 4. Bd. 2.

12. De Lacaze-Duthiers, H., Les Ascidies simples. Arch. de zool. exp. et gén. t. III, p. 585 et suiv. 1874.

13. Kowalevsky, A., Ueber d. Entw. d. Pyrosoma. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XI, p. 605. 1875.

14. Gœtte, A. Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

15. Ussow, M., Zool.-embr. Unters. Arch. f. Naturg. Jahrg., 41, 1875.

16. Fol, Hermann, Sur la formation des œufs chez les Ascidiens. *Journal de Micrographie* du Dr Pelletan. 1re année, n° 7, p. 281, 1877.

17. Minot, Ch.-S., A Sketch of Comparative Embryology. *American Naturalist.* Vol. XIV, p. 96 et 242. Févr. et avril 1880.

18. Nussbaum, M., Zur Differenzirung d. Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII, Hft. 1, p. 1, 1880.

19. Giard, A., C. R. Acad. d. Sc., 6 juin 1881.

Digitized by Google

20. Oulianine, B., Ueber d. embr. Entwicklung des Doliolum. Zool. Anzeig. Jahrgg. IV, p. 473, 1881.

21. Playfair Mac Murrich, J., On the Origin of the so-called Test-Cells in the Ascidian Ovum. Stud. f. t. Biolog. Laborat. John Hopkins Univers. Baltimore, 1882, vol. 11, n° 2, p. 147, 1882.

22. Fol, Hermann, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux, p. 5, Genève, 1879.

23. Seeliger, O., Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis. Sitzungsber. Wien. Acad. Mai 1882.

24. Roule, L., Sur les organes sexuels de la Ciona intestinalis. C. R. Acad. d. Sciences. 26 juin 1882.

25. Sabatier, A., De l'ovogénèse chez les Ascidiens. C. R. Acad. d. Sciences. 19 mars 1883.

26. Sabatier, A., Recherches sur l'œuf des Ascidiens. Revue des sc. nat. de Montpellier, t. 11, p. 348. 1883.

27. Roule, L., La structure de l'Ovaire et la formation des Œufs chez les Phallusiadées. C. R. Acad. d. Sciences. 9 avril 1883.

28. Fol, Hermann, Sur l'origine des Cellules du Follicule et de l'Ovule chez les Ascidiens et chez d'autres animaux. C. R. Acad. d. Sciences, 28 mai 1883.

29. Sabatier, A., Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la sexualité. C. R. Acad. d. Sc., t. XCVI, p. 1804, 18 juin 1883.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DES NERFS SPINAUX

CHEZ LES

TRITONS

PAR

MAURICE BEDOT

Avec la Planche IX.

L'origine des nerfs spinaux des Vertébrés est une question qui a été étudiée par un grand nombre d'auteurs, et qui malgré cela n'a pas encore reçu de solution satisfaisante. Elle a donné lieu à beaucoup d'hypothèses contradictoires, et l'on peut presque dire que chaque auteur qui s'est occupé de ce sujet en a tiré des conclusions différentes. Il est possible que les processus de formation des nerfs ne soient pas identiques chez tous les Vertébrés. On ne pourra donc résoudre cette question qu'en étudiant le développement de plusieurs représentants de cet embranchement, et en les comparant entre eux. Tel est le motif qui m'a engagé à entreprendre ce travail sur un groupe inférieur de Vertébrés, les Tritons. J'espère que les résultats que j'ai obtenus seront de quelque utilité pour la solution de ce problème.

Digitized by Google

Je saisis cette occasion pour adresser mes sincères remerciements à M. le Dr O. Hertwig, professeur à l'université d'Iéna, qui m'a guidé dans le choix de mon sujet, a mis son laboratoire à ma disposition pour faire mes recherches, et m'a toujours prêté le secours si précieux de ses conseils et de ses directions. Je remercie également M. le Dr Hermann Fol, professeur à l'Université de Genève, qui a bien voulu me diriger dans l'achèvement de ce travail.

I

Avant de faire part de mes recherches sur le développement des nerfs spinaux, je crois qu'il ne sera pas sans intérêt de jeter un coup d'œil rétrospectif, et de donner un aperçu des opinions diverses que ce sujet a fait naître. Anciennement, la plupart des naturalistes admettaient que les nerfs spinaux tiraient leur origine de la moelle épinière, et qu'ils se rendaient de là aux organes auxquels ils étaient destinés. Cette hypothèse ne reposait, il est vrai, sur aucune observation directe. On savait que les nerfs olfactifs et optiques se formaient aux dépens du cerveau et, bien que l'on n'eût jamais observé la naissance d'autres nerfs, on ne croyait pas que leur développement différât de celui des deux premières paires. Les nerfs spinaux devaient se développer à partir de la moelle, comme les nerfs cérébraux à partir du cerveau.

Cependant, cette opinion commença à être ébranlée lorsque parut le célèbre ouvrage de K.-E. von Baer, sur le développement des animaux (1). Cet auteur, loin de se ranger aux idées qui avaient cours à cette époque, trouva qu'il n'y avait pas plus de raisons pour admettre que les nerfs se formaient aux dépens des organes centraux

Digitized by Google

et se rendaient de là à la périphérie, que pour admettre le contraire. Il alla même jusqu'à douter que l'observation pût jamais trancher cette question. Ce qui lui parut le plus probable, c'est que les nerfs devaient leur existence à des différenciations histologiques, qu'ils apparaissaient à l'endroit même où ils devaient se trouver plus tard, et que dès l'origine, ils possédaient leurs terminaisons centrales et périphériques. Il n'était pas question, par conséquent, d'une réunion secondaire de parties primitivement séparées. Les idées de von Baer furent bientôt partagées par un grand nombre de naturalistes, mais elles rencontrèrent aussi des contradicteurs.

Parmi eux, on doit citer en première ligne Remak (22, 23, 24), qui publia quelques années plus tard des recherches portant principalement sur le développement du poulet. Cet auteur fut amené à admettre que le système nerveux périphérique présentait, à l'origine, des parties séparées les unes des autres, et qui ne se réunissaient que plus tard. Les protovertèbres donnaient naissance aux ganglions spinaux qui ne présentaient aucune communication, au commencement, avec le système nerveux central. La formation de la racine sensitive avait lieu aux dépens du ganglion, et celle de la racine motrice, aux dépens du nerf. Les deux racines se rendaient de leur lieu d'origine au tube médullaire. En outre, tous les nerfs, lorsqu'ils apparaissaient, étaient composés de fibres parfaitement homogènes et ne présentant pas de noyaux.

Les résultats obtenus par Remak, après avoir fait autorité pendant un certain temps, subirent d'importantes modifications grâce aux recherches de Bidder et Kupffer sur la constitution de la moelle épinière (9). Ces auteurs confirmèrent les données de Remak relativement à l'origine protovertébrale des ganglions spinaux, mais ils émirent des idées toutes nouvelles, au sujet de la racine anté-

Digitized by Google

rieure. Celle-ci, dès son apparition, présentait une structure fibrillaire. Elle était toujours dépourvue de noyaux, et prenait naissance dans la moelle épinière. Les fibrilles qui composaient la racine devaient être des prolongements de cellules de la substance grise. Quant à la racine postérieure, BIDDER et KUPFFER restent indécis. Ils ne savent si l'on doit en attribuer la formation à la même ébauche qui fournit le ganglion, ou si elle provient aussi des cellules de la moelle épinière. Ils font remarquer en outre, qu'elle apparaît après la racine antérieure. Les idées de ces auteurs furent adoptées par KÖLLIKER, dans la première édition de son traité d'embryologie.

La théorie de VON BAER sur les nerfs spinaux, qui paraissait être complètement abandonnée, fut de nouveau soutenue par HENSEN dans deux travaux relatifs au développement du système nerveux (12, 13). Ce naturaliste admettait que dès le commencement les parties centrales et périphériques du système nerveux étaient réunies entre elles, et que le développement ultérieur avait lieu par division des cellules et dédoublement des fibres nerveuses. Il s'attacha surtout à réfuter la théorie d'après laquelle les nerfs se développeraient à partir des centres nerveux pour se rendre à la périphérie, regardant comme inadmissible que chaque nerf se rendît toujours à sa propre terminaison sans qu'il y eût de confusion. Il est bon de faire remarquer que ce retour aux idées de VON BAER n'eut que peu de succès. Du reste, HENSEN modifia beaucoup ses vues dans la suite.

La question du développement des nerfs spinaux se montra encore sous une autre face, grâce aux travaux de HIS (15, 16). A l'époque où cet auteur publia ses recherches, les naturalistes admettaient assez généralement, en se rangeant à l'opinion de REMAK, BIDDER et KUPFFER, que les ganglions spinaux devaient leur origine à une différen-

Digitized by Google

ciation des protovertèbres. His, s'appuyant sur des recherches très approfondies, abandonna complètement cette opinion, et en vint à admettre que les ganglions étaient une formation ectodermique. Voici de quelle manière His s'explique à se sujet. Chez le poulet, les ganglions spinaux sont formés par une étroite bande de substance placée entre la plaque médullaire et le feuillet corné. C'est le cordon intermédiaire (Zwischenstrang). Avant que le tube médullaire soit fermé, cette bande affecte la forme d'une gouttière particulière qui est placée au bord de la plaque médullaire. C'est la gouttière intermédiaire (Zwischenrinne). Le moment le plus propice pour la voir est celui où les bords de la plaque médullaire se sont relevés, mais ne sont pas encore réunis. Lorsque le tube médullaire se referme, la gouttière intermédiaire devient un cordon compact et continu. De distance en distance, ce cordon présente des parties qui sont plus développées. Plus tard, il se détache du feuillet corné et vient se placer entre les protovertèbres et le tube médullaire. Les parties qui sont plus développées se sépareront pour donner naissance aux ganglions spinaux. Ce n'est que plus tard que ces derniers entrent en communication avec le tube médullaire, par l'intermédiaire des racines nerveuses. Au premier abord, cette nouvelle théorie de His ne trouva pas beaucoup d'adhérents; on continuait à admettre que les ganglions spinaux devaient leur existence à une différenciation des protovertèbres. Cette opinion fut encore soutenue par Goette dans son magnifique ouvrage sur le développement du *Bombinator igneus* (10).

A ce moment, parurent les recherches de Balfour sur les Élasmobranches (2 à 5). En ce qui concerne les nerfs spinaux, cet auteur abandonne complètement les idées émises dans les Éléments d'embryologie qu'il avait publiés en collaboration avec Foster. Par contre, il se rattache

Digitized by Google

en plusieurs points aux idées de His. Balfour voit la première apparition du système nerveux périphérique à un stade où le tube médullaire est déjà refermé. Le long de la ligne de fermeture apparaît un bourrelet cellulaire qui est dû à une prolifération du tube médullaire. Aux points où doivent apparaître les nerfs spinaux, ce bourrelet envoie à droite et à gauche des prolongements qui descendent sur les côtés du tube médullaire, et qui sont les rudiments des racines postérieures. Grâce au bourrelet cellulaire, toutes les racines postérieures sont réunies à la partie dorsale du tube médullaire. Plus tard, les rudiments homogènes originaires se différencient en un ganglion, une racine et un nerf. Quant aux relations qui existent entre le tube médullaire et les racines, Balfour ne s'explique pas d'une manière très claire. Il nous dit que ces dernières se détachent du tube médullaire, mais restent réunies toutes ensemble au moyen d'une commissure longitudinale. Leurs extrémités dorsales deviennent donc libres (n° 5, p. 159, ligne 22). Cependant, l'auteur ajoute un peu plus loin (p. 160, en bas) que les rudiments des racines se détachent du tube médullaire, *sauf en certains points qui forment les réunions des racines à la moelle épinière.* Il y a là, évidemment, une contradiction. Si l'on examine le traité d'Embryologie comparée du même auteur (8), on verra que cette question n'y est pas plus clairement élucidée. Dans la partie relative aux nerfs spinaux des Vertébrés, Balfour prend, pour base, ses recherches sur le développement des Élasmobranches. Voici de quelle manière il s'exprime à ce sujet (p. 371): « Revenons à « la réunion primitive de l'ébauche nerveuse avec les « parois de la moelle épinière. Nous avons déjà dit que « cette réunion n'était pas durable. En effet, à l'époque « de l'apparition de la commissure longitudinale, *elle* « *devient extrêmement mince, ou bien elle disparaît complè-*

Digitized by Google

« *tement.* » Plus loin, il explique de quelle manière a lieu la réunion de la racine postérieure avec la moelle épinière. La racine postérieure s'éloigne de la place qu'elle occupait au côté du tube médullaire. Quelques cellules de ce dernier s'avancent un peu et entrent en communication avec une petite saillie qui se forme au côté de la racine nerveuse, près de son extrémité (fig. 268). L'auteur ajoute : « Il est très difficile de décider si la réunion définitive de « la racine nerveuse postérieure est une formation com- « plètement nouvelle, ou si ce n'est qu'un déplacement « de l'endroit de réunion primitif. Je suis enclin à admet- « tre la première de ces alternatives ; MARSHALL et HIS « sont aussi d'accord à ce sujet. Cependant, la fig. 269 « qui montre l'attache des racines aux côtés du tube médul- « laire, semble parler en faveur de l'opinion qui veut « que le lieu d'attache soit simplement déplacé ; peut-être « est-il possible d'expliquer ce fait par une simple crois- « sance de la partie dorsale de la moelle épinière. » Quant aux racines antérieures, Balfour admet qu'elles apparaissent après les racines postérieures, à une époque où la moelle épinière ne présente pas encore de substance blanche. Elles montrent dès le commencement un aspect fibreux, et sont composées de cellules en forme de fuseaux. En résumé, BALFOUR admet que le ganglion spinal a une origine ectodermique. Sur ce point il est d'accord avec HIS, mais il est en contradiction complète avec cet auteur lorsqu'il considère les deux racines comme étant des formations cellulaires. De plus, il n'a jamais observé de cordon intermédiaire.

Pendant que BALFOUR publiait ses recherches sur les Élasmobranches, HENSEN, étudiant le développement du lapin et du cobaye (14), arrivait à peu près aux mêmes résultats. Ce naturaliste constata que le ganglion spinal devait son origine à des cellules partant de la partie pos-

Digitized by Google

térieure de la moelle épinière et formant entre celle-ci et la protovertèbre une masse compacte. Une chose qu'il faut remarquer dans le travail de HENSEN, c'est la description du développement des racines postérieures. « Les cellules (qui forment le ganglion), dit-il, ne se séparent pas des cellules de la moelle, mais leur restent attachées par de petits fils qui sont les nerfs des racines postérieures. » Par conséquent, suivant cet auteur, il n'y a jamais de solution de continuité entre la moelle épinière, la racine postérieure et le ganglion.

Peu de temps après que HENSEN eut publié ses recherches, MARSHALL (19, 20) vint confirmer les résultats de BALFOUR, et en partie aussi ceux de HIS. Cet observateur décrit chez le poulet une crête neurale (neural ridge) qui se forme à l'endroit où l'ectoderme se recourbe pour donner naissance au tube médullaire, et qui apparaît à une époque où ce dernier n'est pas encore fermé. Comme on le voit, cette crête neurale n'est autre chose que le cordon intermédiaire de HIS. Quant au développement ultérieur des nerfs spinaux, les recherches de MARSHALL concordent presque entièrement avec celles de BALFOUR.

L'hypothèse de HIS n'ayant pas reçu un accueil très favorable, comme on l'a vu, ce naturaliste fit de nouvelles recherches en contrôlant les observations de BALFOUR et de MARSHALL. Le résultat fut le même que la première fois, et HIS maintint complètement ses premières conclusions (17). Il admit que les racines antérieures apparaissaient avant les postérieures, sous la forme de fibres très minces partant de la moelle épinière et ne présentant pas de structure cellulaire. Relativement aux racines postérieures, il montra, d'après des raisons théoriques, qu'elles se développent aux dépens du ganglion pour se rendre de là au tube médullaire.

KÖLLIKER, dans l'édition française de son Traité d'em-

Digitized by Google

bryologie (18) abandonne l'idée de la formation mésodermale des ganglions spinaux. Il se range complètement à l'opinion défendue par BALFOUR, HENSEN et MARSHALL. Les recherches qu'il a faites à ce sujet ne sont pas très étendues, mais elles confirment entièrement celles des auteurs précités.

Le dernier ouvrage dont je parlerai est celui de SAGEMEHL (25), qui a été publié en 1882. Cet auteur a étudié le développement des nerfs spinaux chez *Petromyzon planeri*, le brochet, *Rana temporaria*, *Lacerta vivipara*, le poulet et le chien. Il arrive à cette conclusion que « les ébauches des ganglions se forment aux dépens d'un prolongement en forme de bordure qui se trouve de chaque côté et sur toute la longueur de la moelle épinière, dans sa partie dorsale et latérale. Ce prolongement croît et s'avance entre le tube médullaire et les protovertèbres. Il se divise alors pour former les ganglions qui sont placés ordinairement au milieu du somite. Les ganglions se séparent aussi du tube médullaire. Ils se trouvent, pendant quelque temps, placés des deux côtés de ce dernier, sans avoir aucune liaison avec lui. La racine nerveuse dorsale, qui rétablit la communication interrompue, ne se forme que plus tard, très probablement par croissance de fibres nerveuses à partir du tube médullaire ; dans tous les cas, elle est fibreuse dès le commencement. Ce dernier point peut aussi s'appliquer à la racine ventrale qui est visible un peu avant la racine dorsale. »

SAGEMEHL n'a pas observé de cordon intermédiaire ; il regarde la première ébauche nerveuse comme provenant du tube médullaire et se trouve d'accord, sur ce point, avec BALFOUR. Pour le reste, il se rattache aux vues de HIS, car d'après ses données, ce prolongement du tube médullaire ne forme que le ganglion spinal. Cependant il diffère encore de cet auteur relativement à l'origine des fibres qui

Digitized by Google

composent la racine dorsale. Il admet, en effet, qu'elles prennent naissance dans le tube médullaire et qu'elles se rendent de là au ganglion, tandis que His admet le mode de développement inverse.

D'après ce qui vient d'être dit, on voit donc que les opinions les plus diverses se sont fait jour au sujet du développement des nerfs spinaux. On peut les résumer dans le tableau suivant:

Von Baer, Remak, Bidder et Kupffer, et Gœtte admettent que le ganglion spinal est une formation mésodermale.

Balfour, Hensen, Marshall, Kölliker et Sagemehl le font provenir du tube médullaire.

His lui reconnaît comme origine un cordon intermédiaire placé entre la moelle épinière et le feuillet corné.

Les racines postérieures ont une constitution cellulaire et se développent de la même ébauche qui fournit le ganglion, suivant Balfour, Hensen, Marshall et Kölliker.

Elles ne présentent jamais de constitution cellulaire, mais sont formées par des fibres très minces partant du ganglion pour se rendre à la moelle, suivant His, et partant de la moelle pour se rendre au ganglion, suivant Sagemehl.

Les racines antérieures ne présentent à aucun stade du dévelopement un aspect cellulaire, mais sont composées de fines fibrilles partant du tube médullaire, d'après Bidder et Kupffer, His et Sagemehl.

Elles sont formées par un prolongement de cellules qui part du tube médullaire, suivant Balfour et Marshall.

II

Mes recherches ont été faites sur des embryons de Tri-

Digitized by Google

tons obtenus au moyen de la fécondation artificielle. J'ai eu quatre espèces de ces animaux à ma disposition, à savoir : *T. cristatus*, *T. alpestris*, *T. palmatus* et *T. tæniatus*. Je n'ai pas pu utiliser les deux premières espèces, car il m'a été impossible d'en obtenir artificiellement des embryons. Par contre, j'ai eu sous ce rapport d'excellents résultats avec les deux autres. Cependant, lorsque la détermination de l'âge exact n'est pas indispensable, on peut facilement se procurer des embryons de *T. cristatus* qui se trouvent, au printemps, attachés aux feuilles des plantes aquatiques. Ils sont facilement reconnaissables à leur couleur d'un blanc laiteux, et sont plus gros que ceux des autres espèces. Somme toute, c'est le *T. tæniatus* qui m'a fourni les meilleurs résultats.

La fécondation artificielle a l'avantage de permettre la détermination exacte de l'âge de l'embryon, à quelques minutes près. Ceci est d'une grande utilité dans les recherches embryologiques, mais on ne doit pas y ajouter une importance exclusive. Il arrive souvent dans le cours du développement des Tritons, de même que chez d'autres animaux, que l'on rencontre parmi des embryons, fécondés à la même heure, des différences très notables. Par conséquent, lorsqu'on a besoin d'étudier plusieurs embryons offrant le même stade de développement, il est bon de n'accepter leur égalité d'âge que sous bénéfice d'inventaire. On doit faire en sorte d'avoir le plus possible de sujets fécondés au même moment, et éliminer ceux qui présentent un développement plus rapide ou plus lent que la moyenne.

La méthode que j'ai employée pour la fécondation artificielle, est celle qui est indiquée par le prof. O. Hertwig. Voici en quoi elle consiste : On ouvre d'abord une femelle dont on prend les oviductes. On les coupe, dans un verre de montre, en autant de morceaux qu'ils renferment d'œufs. Ce derniers sont expulsés par les contractions des

Digitized by Google

parois de l'oviducte. On peut, dans tous les cas, faciliter leur sortie en se servant d'une petite pince et d'une aiguille recourbée. Une fois qu'on a rassemblé de cette manière les œufs de plusieurs femelles, on verse dans un autre verre de montre quelques gouttes d'une solution de chlorure de sodium à 1 °/₀. On ouvre alors un Triton mâle et l'on détache ses *vasa deferentia* qu'on met dans cette solution. Il faut avoir soin de couper cet organe en petits morceaux pour faciliter la sortie de son contenu. Les zoospermes, que l'eau pure tue immédiatement, vivent très bien dans le liquide indiqué. Ces préparatifs étant terminés, il ne reste plus qu'à verser quelques gouttes de la solution contenant les zoospermes dans le verre de montre où se trouvent les œufs. Ceux-ci doivent ensuite être mis pendant une heure dans une chambre humide. Après cela on les transporte dans l'eau pure, et au bout de quelques heures on peut déjà observer les premières traces de la segmentation.

Pour durcir les jeunes embryons, j'ai employé le liquide recommandé par le prof. O. Hertwig. C'est un mélange d'acide acétique à 2 °/₀ et d'acide chromique à 0,5 °/₀. Après avoir séjourné 10 à 12 heures de temps dans ce liquide, les embryons sont suffisamment durcis pour qu'il soit possible d'enlever leurs enveloppes sans les gâter. On les met ensuite dans l'alcool à 70 °/₀. Les embryons plus âgés (9 jours et au delà) peuvent être débarrassés de leurs enveloppes pendant qu'ils sont encore dans l'eau. On peut alors les traiter directement par l'alcool à 70 °/₀.

Pour la coloration, j'ai employé le carmin-borax de Grenacher, l'hœmatoxyline et le picro-carmin. C'est le carmin-borax qui m'a fourni les meilleurs résultats, surtout lorsqu'il s'agissait d'embryons très jeunes. On peut obtenir aussi des colorations doubles assez bonnes, en traitant d'abord l'embryon par le carmin-borax, puis ensuite

Digitized by Google

par le bleu de lumière. Ce dernier réactif ne s'attaque pas aux noyaux, mais aux corpuscules vitellins ; il colore aussi, quoique faiblement, l'enveloppe des cellules.

J'ai pratiqué plusieurs séries de coupes sur des embryons de *T. tæniatus* et *T. cristatus* au moment où le canal médullaire est encore ouvert, mais jamais, à ce stade, je n'ai pu apercevoir la moindre trace indiquant la présence d'une ébauche ganglionnaire. Il est vrai que l'étude des embryons de Tritons de cet âge est excessivement difficile, car les cellules sont remplies de corpuscules vitellins qui en rendent les délimitations très peu visibles. J'ai pu cependant obtenir quelques bonnes séries de coupes. Bien que je les aie étudiées très attentivement, je n'ai pas pu y découvrir autre chose que ce qu'on trouve représenté dans l'ouvrage d'O. Hertwig : Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere (Pl. III, fig. 5 et 6). Sur les coupes dont cet auteur donne des figures, de même que sur celles que j'ai observées, on ne voit ni gouttière, ni cordon intermédiaire.

C'est sur un embryon de *T. tæniatus* âgé de 3 jours et 16 heures que j'ai vu la première trace d'une ébauche ganglionnaire. A ce stade, l'embryon est encore recourbé sur lui-même. Son canal médullaire est refermé et l'on voit déjà, à l'extérieur, les vésicules optiques. En pratiquant des coupes sur cet embryon, j'ai obtenu l'image qui est représentée à la fig. 1, Pl. IX. Toutes les cellules sont également remplies de corpuscules vitellins. Le mésoderme (*Mes*) monte à peu près jusqu'à mi-hauteur du tube médullaire (*M*); il est accolé contre celui-ci ainsi que contre la corde et une partie de l'entoderme. Il ne s'est pas encore divisé longitudinalement pour former les somites. De chaque côté du tube médullaire part un prolongement cellulaire (*Eg.*) qui prend naissance à peu de distance du sommet. Il descend de là vers le côté ventral en recouvrant

Digitized by Google

à peu près le quart du tube médullaire. Il existe toujours une ligne de démarcation (mais pas d'espace libre) entre l'ectoderme et les prolongements cellulaires, de même qu'entre l'ectoderme et le sommet du tube médullaire. Par contre, on ne voit pas de séparation entre le tube médullaire et la partie dorsale de ces prolongements. Ces derniers sont donc de simples proliférations des côtés du tube médullaire. Ils ne se présentent pas sous le même aspect dans toutes les parties de l'embryon, car, en plusieurs endroits, ils sont beaucoup moins développés. Au stade que je viens de décrire, l'embryon étant recourbé sur lui-même, on ne peut obtenir que quelques coupes qui soient transversales et je n'ai pas pu, par conséquent, observer la disposition de ces prolongements cellulaires sur toute la longueur du tube médullaire. Il m'a semblé cependant, que le tube médullaire présentait toujours le long de sa partie dorsale une légère prolifération de cellules formant une sorte de bourrelet. Ce bourrelet enverrait de distance en distance des prolongements semblables à ceux que je viens de décrire.

Lorsque l'embryon est âgé de 9 jours et 4 heures, il n'est plus recourbé sur lui-même. La queue seule est encore recourbée du côté ventral; on n'y distingue pas encore de repli cutané. La vésicule auditive se voit déjà et, au-dessus d'elle, apparaissent les branchies externes sous la forme de petits bourgeons. On remarque en outre les premières traces des somites. Sur les coupes faites à travers cet embryon, on voit que le prolongement cellulaire ou, pour mieux dire, l'ébauche ganglionnaire a grandi, et qu'elle est descendue le long du tube médullaire auquel elle reste toujours attachée dans sa partie supérieure. On ne peut pas voir la délimitation des cellules qui la composent, mais les noyaux sont très nombreux, surtout dans la partie qui s'avance du côté ventral.

Digitized by Google

La fig. 2, Pl. IX, représente une coupe à travers un embryon un peu plus avancé, âgé de 6 jours et 22 heures et sur lequel la queue est pourvue de ses replis cutanés et s'est déjà redressée. Les somites se sont élevés et montent jusqu'au niveau de la partie dorsale du tube médullaire. L'ébauche ganglionnaire (*Eg*) a encore une forme peu déterminée, mais elle est toujours nettement délimitée des somites (*s*) et du tube médullaire (*M*), sauf au point où elle est réunie à ce dernier. En outre, la partie qui s'avance du côté ventral est beaucoup plus grosse et contient beaucoup plus de noyaux que la partie opposée. Celle-ci s'est amincie et, sur la coupe que j'ai représentée, elle s'est un peu soulevée du côté droit, et n'est plus en contact immédiat avec le tube médullaire. Les corpuscules vitellins sont encore répandus dans toutes les cellules de l'embryon. Cependant, ils sont en moins grand nombre dans l'ébauche ganglionnaire. A mesure que le développement progresse, l'ébauche ganglionnaire descend toujours plus du côté ventral, comme on peut le voir sur la fig. 3, Pl. IX (embryon de 7 jours 23 heures). La coupe qui est représentée ici n'est pas exactement transversale et ne montre que l'ébauche ganglionnaire de droite. Celle-ci est arrivée à peu près au niveau de la corde dorsale. Elle a pris la forme d'une bourse et présente deux parties distinctes : 1° la partie antérieure (*G*) qui est très épaisse et remplit tout l'espace compris entre le tube médullaire et le somite. A première vue, elle semble être formée uniquement de noyaux pressés les uns contre les autres, mais, sur la figure, je n'ai représenté que les noyaux qui se trouvent dans un seul et même plan optique. 2° La partie postérieure (*Rp.*) qui est très mince et réunit la partie antérieure au côté dorsal du tube médullaire. Elle est composée de cellules allongées en forme de fuseaux et l'on n'y distingue que de rares noyaux. Elle ne touche plus le tube

Digitized by Google

médullaire, sauf à son point d'attache, et n'est plus en contact avec le somite. Par contre, la partie antérieure, comme on vient de le voir, a conservé son contact avec le tube médullaire et le somite.

La fig. 4, Pl. IX, représente une coupe transversale d'un embryon âgé de 10 jours. Les muscles commencent à se former dans les somites. Le long du tube médullaire, on voit la substance blanche (*Sb*) qui est déjà très abondante à l'endroit d'où partent les racines antérieures et va en diminuant du côté dorsal. La partie antérieure de l'ébauche ganglionnaire n'est plus attenante au tube médullaire. Elle forme le ganglion spinal (*G*). Sa partie ventrale s'amincit et se continue, entre la corde dorsale et le somite, pour donner naissance au nerf spinal (*N*). Le ganglion spinal renferme encore de nombreux noyaux, qui sont cependant moins visibles que dans les stades précédents (bien que les embryons aient été traités de la même manière). Les corpuscules vitellins ont presque entièrement disparu de l'ébauche ganglionnaire. Ils sont encore visibles dans les cellules de tous les autres organes de l'embryon. La partie postérieure de l'ébauche ganglionnaire forme la racine postérieure (*Rp.*) du nerf spinal et reste toujours attachée au tube médullaire. Elle est excessivement mince et, en l'examinant de près, on y reconnaît une structure fibrillaire. On voit aussi la racine antérieure (*Ra.*) du nerf spinal, qui part de la substance blanche du tube médullaire et se rend à la partie antérieure du ganglion. Elle se réunit à celui-ci à l'endroit où il commence à s'amincir pour donner naissance au nerf spinal. Sur la préparation qui est représentée, les deux racines ne se trouvaient pas dans le même plan optique. En outre, sur des coupes exactement perpendiculaires au grand axe de l'embryon, on ne rencontre pas les deux racines sur le même plan.

Digitized by Google

Les coupes longitudinales ne m'ont pas fourni de résultats bien satisfaisants. En effet, aux stades précoces l'embryon est recourbé sur lui-même et, par conséquent, on n'obtient pas de coupes longitudinales du tube médullaire. Plus tard l'embryon s'étend et subit bientôt une légère courbure en sens contraire, qui présente, quoique à un moindre degré, le même désavantage. J'ai donné à la Pl. IX, fig. 5, une coupe longitudinale d'un embryon de 7 jours et 23 heures, c'est-à-dire du même âge que celui dont la fig. 3 représente une coupe transversale. Il n'y a qu'une petite partie du tube médullaire qui se trouve comprise dans cette coupe. On y rencontre, entre les somites et la portion visible du tube médullaire, quelques ébauches ganglionnaires (*Eg*) qui se distinguent facilement des cellules du tissu conjonctif environnant. Elles se présentent sous la forme de petits amas de cellules dont on ne peut pas bien distinguer les contours, mais dont on voit les noyaux vivement colorés et très rapprochés les uns des autres. Cette figure nous montre que les ébauches ganglionnaires de chaque côté, sont placées exactement vis-à-vis les unes des autres, et correspondent au milieu de chaque somite[1]. On voit que le tube médullaire est coupé obliquement, de telle sorte qu'en arrière, la figure en représente la partie inférieure qui disparaît plus loin pour faire place à la corde dorsale (*C*). On doit remarquer que les ébauches ganglionnaires qui se trouvent en avant renferment des noyaux qui sont très serrés les uns contre

[1] Owsjannikow (*Bull. de l'Acad. St-Pétersbourg*, 1867) a démontré que chez l'*Amphioxus* les nerfs ne sont pas placés symétriquement des deux côtés de la moelle épinière, comme chez les autres Vertébrés, mais qu'ils alternent entre eux. Ce fait a été confirmé par Stieda (*Mém. Acad. St-Pétersbourg*, 1873). Hatschek (*Arbeit. Zool. Inst. Wien*, 1881) a montré que les somites présentaient la même alternance et que, par conséquent, les nerfs correspondaient toujours aux intervalles qui se trouvent entre les somites.

Digitized by Google

les autres. Ceci résulte du fait que la coupe rencontre ici la partie de l'ébauche ganglionnaire qui donnera naissance au ganglion, tandis qu'en arrière, elle traverse la partie qui deviendra la racine postérieure. Celle-ci, comme on l'a vu, est déjà très amincie, à ce stade, et ne présente que de rares noyaux. C'est pourquoi les ébauches ganglionnaires sont très peu visibles, en arrière, et ne peuvent guère être distinguées du tissu conjonctif qui les entoure. La coupe en question se trouve être un peu inclinée à gauche (ce qui se voit, du reste, en comparant les deux côtés du tube médullaire), et si la première ébauche ganglionnaire de gauche est beaucoup plus petite que celle de droite, cela tient à ce que son extrémité seule se trouve prise par la coupe.

Je n'ai pas de renseignements très détaillés au sujet du développement des racines antérieures. Cependant, je puis dire que je les ai vues pour la première fois chez des embryons de 7 jours et 23 heures. Chez des embryons de 10 jours, elles sont complètement formées, partent de la substance blanche du tube médullaire, et rejoignent le nerf à l'endroit où il quitte le ganglion. Elles se trouvent donc placées à côté du ganglion et souvent même, sur des coupes transversales, leur parcours est caché en partie par ce dernier. C'est ce qui est arrivé sur la coupe représentée à la fig. 4, Pl. IX. Je n'ai jamais pu y découvrir de structure cellulaire, comme Balfour le montre chez des embryons de *Torpedo* (voir: Development of Elasmobranch Fishes, Pl. XIII, fig. 5). Les racines antérieures m'ont toujours présenté un aspect fibrillaire.

Mes recherches m'ont donc conduit à ce résultat, que chez les Tritons (et principalement chez le *T. tæniatus*) le système nerveux spinal se développe de la manière suivante. A partir du 3me jour, il se forme des prolongements cellulaires qui partent des deux côtés du sommet du tube

Digitized by Google

médullaire déjà refermé. Ces prolongements ne sont pas en connexion avec l'ectoderme. Ils se dirigent des deux côtés du tube médullaire, vers la face ventrale. On les rencontre de distance en distance ; ils sont probablement réunis tous ensemble au moyen d'un cordon cellulaire, qui se trouve le long de la ligne médiane et dorsale du tube médullaire, et dont ils ne sont que des prolongements latéraux. Avant le 3me jour, on ne rencontre aucune formation semblable à celles que His a décrites et qu'il nomme cordon et gouttière intermédiaires. Lorsque l'embryon grandit, ces prolongements cellulaires ou ébauches ganglionnaires s'allongent et descendent dans l'espace compris entre le tube médullaire et les somites. La partie antérieure ou ventrale de l'ébauche ganglionnaire augmente de volume, tandis que l'autre partie s'amincit et reste toujours attachée au tube médullaire. C'est cette partie mince qui forme la racine postérieure du nerf spinal, tandis que la partie renflée qui lui fait suite devient le ganglion. Celui-ci se rétrécit de nouveau à son extrémité ventrale, et donne naissance au nerf spinal qui se dirige entre la corde et le somite. Quant à la racine antérieure, elle se développe indépendamment de l'ébauche ganglionnaire. On la voit apparaître lorsque cette dernière s'est différenciée en ganglion et racine postérieure. Elle part de la substance blanche du tube médullaire et vient se réunir au nerf, à l'endroit où il sort du ganglion. Sa formation ne ressemble nullement à celle de la racine postérieure et l'on n'y remarque pas de structure cellulaire, mais elle paraît composée d'un faisceau de fines fibrilles.

III

Si l'on veut maintenant rapprocher les résultats que j'ai obtenus chez les Tritons, de ceux qu'ont obtenus His,

Digitized by Google

BALFOUR, MARSHAL et SAGEMEHL, chez d'autres Vertébrés, on verra qu'ils en diffèrent notablement. En premier lieu, comme je l'ai dit, je n'ai vu aucune trace du cordon intermédiaire de HIS. Cet auteur, dans le dernier travail cité (17), représente sur la Pl. XVII, fig. 13 *a*, une coupe d'un embryon de grenouille dont le tube médullaire n'est pas encore refermé. Sur cette figure, la lettre *Z* indique le cordon intermédiaire. J'avoue qu'il m'est impossible de reconnaître là une formation pouvant porter ce nom. J'ai fait beaucoup de coupes de Tritons à ce stade du développement, et j'en ai obtenu qui sont à peu près semblables à celles que représente HIS, mais je n'y ai jamais vu non plus de cordon intermédiaire. Je crois que HIS a été un peu trop loin en voulant démontrer la présence de ce cordon intermédiaire chez tous les Vertébrés. Chez le poulet, d'après les recherches de ce naturaliste et de MARSHALL, on n'en peut pas nier l'existence, mais encore ne le voit-on clairement que dans la région de la tête (loc. cit. Pl. XVII, fig. 3 *c*, *f*). Ce que HIS représente comme cordons intermédiaires, dans les autres parties du corps, ce sont des formations que l'on a beaucoup de difficultés à ramener au schéma qu'il donne à la page 465. Je ne vois pas non plus de cordon intermédiaire sur les coupes d'embryons d'autres Vertébrés qui sont représentés dans cet ouvrage. HIS insiste (p. 464) sur ce que la formation qu'il a nommée cordon intermédiaire, chez le poulet, ne doit son existence ni à une prolifération (Wucherung) du tube médullaire, ni à une prolifération du feuillet corné, mais à une bande de substance particulière placée entre ceux-ci. Et plus loin il ajoute : « Pour moi, le feuillet corné commence seulement là où l'ébauche ganglionnaire finit, et l'ébauche ganglionnaire commence là où le tube médullaire finit. » Ceci peut être vrai pour le poulet, mais en voulant démontrer le même mode de développement

Digitized by Google

chez les autres Vertébrés, His représente des coupes d'embryons de saumon et de chat (Pl. XVII, fig. 14 et 15) qui sont loin de fournir des preuves évidentes à l'appui de l'opinion qu'il avance. Sur ces figures (principalement sur la fig. 15 représentant une coupe d'embryon de chat), le cordon intermédiaire part du feuillet corné, et l'on a d'autant plus de peine à se représenter qu'il formait primitivement la délimitation entre ce dernier et le tube médullaire que l'on voit encore une bande de feuillet corné entre le cordon intermédiaire de droite et celui de gauche.

Le « Neural ridge » de Marshall est la même formation que le cordon intermédiaire de His, mais Marshall l'a décrite seulement chez le poulet. Il est évident que lorsque le cordon intermédiaire se trouve placé exactement entre le tube médullaire et le feuillet corné, on peut discuter très longtemps pour savoir s'il provient du feuillet corné ou du tube médullaire, ou encore, si c'est une formation indépendante qui doit son existence à une bande de substance particulière. Il me semble que cette discussion n'a pas toute l'importance que His paraît lui attribuer. Cet observateur est du reste obligé d'admettre que le cordon intermédiaire n'occupe pas exactement la même place dans toutes les régions du corps (comparez, à la planche XVII, les figures 3 *a-h*). Les remarquables recherches de Balfour sur les Élasmobranches, ainsi que celles de Sagemehl sur plusieurs Vertébrés, et celles que je viens de communiquer au sujet des Tritons, arrivent à des résultats qui ont beaucoup de rapport avec ceux de His, relativement à la formation première de l'ébauche nerveuse. Ils n'en diffèrent qu'en deux points. Le premier est relatif à l'absence de gouttière intermédiaire. Cependant, il n'y a qu'à jeter un coup d'œil sur les dessins de His pour se convaincre que la gouttière se rencontre très

Digitized by Google

rarement dans le cordon intermédiaire (à l'exception de quelques coupes dans la région de la tête du poulet). La seconde différence consiste en ce que l'ébauche nerveuse part du sommet du tube médullaire, au lieu de partir d'un point situé entre ce dernier, avant sa fermeture, et le feuillet corné. La différence n'est pas bien grande. En admettant qu'à l'époque où le sillon médullaire est encore largement ouvert, la partie de l'ectoderme qui est placée à ses bords immédiats soit chargée de fournir plus tard l'ébauche des nerfs spinaux, si cette partie se développe avant que le tube soit refermé, nous aurons la formation que His et Marshall nous montrent chez le poulet, mais si elle ne se développe qu'à une époque où le tube médullaire est refermé et séparé du feuillet corné qui le recouvre, l'ébauche nerveuse devra prendre naissance aux dépens du feuillet corné ou du tube médullaire. C'est ce dernier mode de formation qui a lieu chez les Vertébrés étudiés par Balfour, Sagemehl et moi. Sur la coupe d'embryon de chat que His représente à la fig. 15, l'ébauche nerveuse semblerait partir du feuillet corné. Cependant, Sagemehl, d'après ses recherches sur le poulet, le lézard et le chien, déclare (p. 31) que cette formation qui part du feuillet corné et à laquelle His donne encore le nom de cordon intermédiaire, n'est nullement en relation avec le développement des ganglions. Il l'a observée, et a vu qu'elle disparaissait avant que le cordon ganglionnaire ait apparu. Celui-ci, du reste, occupe une autre place.

Mes recherches sont d'accord avec celles de Hensen, en ce qui concerne le développement de la racine postérieure. Celle-ci est formée par la même ébauche que le ganglion ; elle est composée de cellules qui s'allongent et deviennent fusiformes. Elle reste toujours attachée au tube médullaire. C'est sur ce dernier point seulement que mes résultats diffèrent de ceux de Balfour et de Marshall. Comme on l'a vu,

Digitized by Google

Balfour, quoique ne s'expliquant pas très clairement à ce sujet, paraît admettre que la racine postérieure se détache du tube médullaire, à un moment donné, pour s'y rattacher un peu plus tard. Je n'ai jamais observé ce fait chez les Tritons, car, dans tous les stades que j'ai étudiés, la racine postérieure restait attachée au tube médullaire. Je dois cependant faire remarquer que la racine étant très mince, il est assez difficile d'obtenir des coupes qui la traversent dans toute sa longueur. Le plus souvent on n'en voit qu'une partie, et, dans la majorité des cas, on ne rencontre que le ganglion qui paraît complètement séparé du tube médullaire. Cet aspect peut très souvent induire en erreur, lorsqu'on n'examine pas avec soin les coupes voisines. Sur la fig. 4, Pl. IX, on voit, à gauche du tube médullaire, une partie de la racine ainsi que quelques cellules appartenant au ganglion. L'image se complète, il est vrai, lorsqu'on regarde les autres coupes de la série, mais si cette rupture artificielle avait eu lieu un peu plus haut, on aurait pu croire que la racine s'était séparée naturellement du tube médullaire.

On pourrait m'objecter que la racine se détache à un stade plus avancé que celui que j'ai observé en dernier lieu. Cette objection ne me semble pas être d'une grande portée. En effet, au stade où Balfour démontre la formation d'une réunion secondaire, l'ébauche ganglionnaire est beaucoup moins développée que celle que je représente à la fig. 4. La racine postérieure, le ganglion et le nerf sont composés de cellules ayant partout la même apparence, et, par conséquent, n'étant pas encore différenciées. Par contre, si l'on regarde la figure que j'ai donnée, on verra que la racine postérieure est composée de cellules fusiformes, et présente déjà un aspect fibrillaire. Le ganglion est formé de gros noyaux serrés les uns contre les autres, et son prolongement donne naissance à un

Digitized by Google

nerf que l'on peut suivre assez loin, entre la corde et le somite. La racine antérieure est aussi complètement formée, et réunie aux parties précédentes. Il serait donc peu naturel (et cela ne concorderait avec les données d'aucun observateur) d'admettre le détachement de la racine postérieure à une époque aussi avancée du développement des nerfs spinaux.

Les résultats que j'ai obtenus pour le développement de la racine postérieure, sont en contradiction, comme on l'a vu plus haut, avec ceux de His et de Sagemehl. A cet égard, je dois faire une observation. Ces auteurs admettent que la racine postérieure est formée par des fibres nerveuses qui rétablissent la réunion entre le ganglion et le tube médullaire. Ils discutent même pour savoir si ces fibres nerveuses se développent à partir du ganglion pour se rendre à la moelle, ou vice versa. Au premier moment, on est tenté de se représenter le ganglion comme étant placé à une certaine distance du tube médullaire. Or, en examinant les figures que donne Sagemehl, on verra qu'il n'en est rien. Les figures 7 à 15 de la Pl. II nous montrent le développement des nerfs spinaux du lézard. Sur les figures 11 à 12, le tube médullaire a des contours parfaitement tranchés, et le ganglion spinal est accolé immédiatement à ses côtés. Sur la fig. 13, le tube médullaire a encore ses contours nettement limités (sauf au point où apparaît la racine ventrale), mais le ganglion ne le touche plus sur toute sa longueur. Il s'en est séparé de côté, tandis qu'il lui reste étroitement accolé dans la partie où doit apparaître la racine dorsale. Supposons qu'il se trouve dans cette partie quelques cellules qui ne soient pas aussi bien délimitées que celles que nous montre Sagemehl, et qui établissent, par conséquent, une communication entre le ganglion et la moelle. Lorsque le ganglion s'éloignera davantage de la moelle (voir fig. 14 de Sage-

Digitized by Google

MEHL) ces cellules s'allongeront en fuseaux, et leurs prolongements prendront l'aspect de fibres nerveuses. La racine dorsale se formera ainsi d'une façon identique à celle qui a été décrite par BALFOUR, HENSEN, MARSHALL et moi. J'ai fait cette supposition parce que j'ai eu souvent l'occasion d'observer des coupes sur lesquelles le tube médullaire présentait à première vue des contours qui semblaient être parfaitement délimités. Les ganglions spinaux se trouvaient sur ses côtés. Ces coupes paraissaient donc, au premier moment, parler en faveur de l'opinion de HIS et SAGEMEHL, mais en les étudiant de très près, j'ai toujours vu quelques cellules établissant la communication entre le tube médullaire et le ganglion. SAGEMEHL dit en outre que les fibres nerveuses, qui formeront la racine dorsale, prennent naissance dans le tube médullaire et se rendent de là dans le ganglion. Elles n'auront pas un trajet bien long à faire, puisqu'en cet endroit les deux parties qu'elles doivent réunir sont étroitement accolées l'une contre l'autre. Ce fait rend fort difficile la discussion à laquelle se livrent HIS et SAGEMEHL, pour savoir si les fibres nerveuses partent du tube médullaire pour aboutir au ganglion, ou vice versa.

J'ai déjà dit à propos des racines ventrales que je n'avais jamais pu y découvrir la constitution cellulaire décrite par BALFOUR et MARSHALL. Je suis d'accord, sur ce point, avec BIDDER et KUPFFER, HIS et SAGEMEHL. Je dois ajouter, cependant, que la première fois que je les ai observées, c'est-à-dire sur un embryon de 7 jours et 23 heures, elles étaient déjà assez grandes. Je n'ai pas pu, par conséquent, en étudier la formation première. Les cellules de tissu conjonctif dispersées autour de la corde, peuvent souvent induire en erreur. Sur la coupe que j'ai représentée à la fig. 3 Pl. IX, on voit justement, au-dessous du ganglion, une de ces cellules qui touche le tube

Digitized by Google

médullaire. On pourrait croire à un commencement de formation de la racine ventrale. Il n'en est rien, car sur cet embryon, les racines sont déjà formées, mais ne se trouvent pas placées directement au-dessous des ganglions ; c'est pour cela qu'on ne les voit pas sur la figure indiquée.

Les résultats que j'ai obtenus dans mes recherches, me conduisent donc aux conclusions suivantes :

Chez les Tritons, le ganglion spinal et la racine dorsale sont formés par un prolongement cellulaire qui prend naissance au sommet du tube médullaire et qui ne s'en détache jamais.

La racine ventrale se développe plus tard, aux dépens du tube médullaire. Elle présente, dès l'origine (?) une structure fibrillaire, et se réunit secondairement au nerf spinal.

Quoique les conclusions auxquelles je viens d'arriver, diffèrent de celles d'observateurs très distingués, je ne désespère pas, cependant, de les voir prochainement confirmées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

des principaux ouvrages relatifs au développement des nerfs spinaux.

1. Baer, K.-E. von. — Ueber die Entwickelungsgeschichte der Thiere. 1828-1837.
2. Balfour. — A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quaterly journal of microscopical Science. 1874.
3. Balfour. — The development of nerves in Elasmobranch fishes. Philos. Transact. 1876.
4. Balfour. — The development of Elasmobranch fishes. Journal of Anat. and Physiol. 1876, 1877, 1878.

Digitized by Google

5. Balfour. — A monograph of the development of Elasmobranch fishes. 1878 (Cet ouvrage est la réunion en un volume des travaux précédents).

6. Balfour. — On the spinal nerves of *Amphioxus*. Journal of Anat. and Physiol. 1876.

7. Balfour. — On the spinal nerves of *Amphioxus*. Quat. Journ. of microsc. science. 1880.

8. Balfour. — A Treatise on comparative Embryology. Vol. II. 1881.

9. Bidder et Kupffer. — Untersuchungen über die Textur des Ruckenmarks und die Entwickelung seiner Formelemente. 1857.

10. Gœtte. — Die Entwickelungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). 1875.

11. Hatschek. — Studien über Entwickelung des *Amphioxus*. Arbeit. Zool. Inst. Wien. 1881.

12. Hensen. — Zur Entwickelung des Nervensystems. Virchow's Archiv. 1864.

13. Hensen. — Ueber die Entwickelung der Gewebe und der Nerven im Schwanze der Froschenlarve. Virchow's Archiv. 1864.

14. Hensen. — Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitsch. für Anat. und Entwick. 1876.

15. His. — Die Häute und Höhlen des Körpers. 1865.

16. His. — Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwickelung des Hünchens im Ei. 1868.

17. His. — Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv. für Anat. und Entwick. 1879.

18. Kölliker. — Embroyologie de l'homme et des animaux supérieurs. Traduction de l'allemand par Aimé Schneider, revue par l'auteur. 1882.

19. Milne Marshall. — On the early stages of development of the nervs in birds. Journal of Anat. and Physiol. 1877.

20. Milne Marshall. — The development of the cranial nerves in the chick. Quat. Journ. of microsc. Science. 1878.

Digitized by Google

21. Owsjannikow. — Ueber das Centralnervensystem des *Amphioxus lanceolatus*. Bulletin de l'Acad. de St-Pétersbourg. 1867.

22. Remak. — Ueber die Entwickelung des Hünchens im Ei. Müller's Archiv. 1843.

23. Remak.—Ueber ein selbständiges Darmnervensystem. 1847.

24. Remak. — Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. 1850-1855.

25. Sagemehl. — Untersuchungen über die Entwickelung der Spinalnerven. 1882.

26. Stieda. — Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. Mém. Acad. imp. des sciences de St-Pétersbourg. 1873.

Digitized by Google

CONTRIBUTION A L'HISTOIRE NATURELLE

DES

ASELLOTES HÉTÉROPODES

OBSERVATIONS FAITES SUR LA TANAIS ŒRSTEDII, KRŒYER

PAR

le Dr HENRI BLANC
Professeur à l'Académie de Lausanne.

Avec les Planches X, XI et XII.

INTRODUCTION

Le zoologiste qui se sera occupé des crustacés, aura pu s'apercevoir qu'il existe encore un grand nombre de formes qui sont difficiles à classer, ces formes réunissant des caractères communs à des crustacés appartenant à des sous-ordres, même à des ordres différents. C'est ainsi qu'il en est pour les genres *Tanais, Apseudes, Leptochelia* qui ont été tour à tour classés dans l'ordre des Arthrostracés, soit parmi les Amphipodes ou parmi les Isopodes, ou dans l'ordre des Malacostracés, près des Schizopodes ou des Cumacés. J'ai donc été fort heureux d'avoir l'occasion d'étudier une de ces formes intéressantes, appartenant au genre *Tanais* et sur l'organisation de laquelle on ne possédait que fort peu d'observations précises.

Digitized by Google

L'espèce de *Tanais* qui fait l'objet de ces recherches n'est pas nouvelle, car KRÖYER (15, p. 167-187) l'a déjà décrite en 1842, mais c'est FRIEDRICH MÜLLER (23, p. 87-90, P. IV), qui mentionne le premier, en 1852, la présence de cet animal sur les côtes allemandes de la Baltique, à Greifswald, et en décrit les deux sexes sous les deux noms nouveaux de *Tanais Rynchites* et *Tanais balticus*. Dès lors ces Tanaïs ne semblent pas avoir été retrouvées par les naturalistes qui se sont occupés de la faune de la mer Baltique, car même le professeur MÖBIUS (26), dont les recherches faunitiques sont nombreuses, cite la trouvaille de F. MÜLLER sans faire aucune remarque. C'est dans le courant de l'été 1883, que M. Zietz, préparateur à l'Institut zoologique, trouve pour la première fois des Tanaïs dans le golfe de Kiel. Ces Tanaïs, soumises à mon examen pour être déterminées, furent reconnues comme étant identiques aux espèces décrites par MÜLLER et à celle décrite par KRÖYER sous le nom de *Tanais Oerstedii*.

Ce sont donc les observations que j'ai pu faire sur cette espèce que je publie ici. Je décrirai tout d'abord la forme générale du corps et ses appendices; je ferai l'étude des divers appareils, pour terminer par quelques notes biologiques et par des conclusions, où la place que doivent occuper les Tanaïs parmi les crustacés, sera discutée.

Description générale du corps et de ses appendices.

Ce chapitre semblera tout d'abord superflu; j'avoue que j'aurais aimé pouvoir me contenter des descriptions antérieures de ce crustacé, faites soit par F. MÜLLER soit par KRÖYER; mais les erreurs commises par ces deux

Digitized by Google

auteurs m'ont forcé à faire une description complète de la *Tanais Oerstedii* et à entrer dans des détails.

Tandis que certaines Tanaïs, récoltées par les naturalistes de l'expédition du *Challenger* atteignent une longueur de 17 mm., la *Tanais Oerstedii* est beaucoup plus petite. Les plus gros exemplaires que j'eus entre les mains, ne mesuraient que 3 mm. de longueur, et la plupart ne mesuraient que 2 à 2 $^1/_2$ mm. La forme générale du corps (Pl. X, fig. 1) est celle d'un Isopode, ou celle d'un Amphipode aplati, d'un *Corophium*, ou d'un *Podocerus*, par exemple.

De même que le corps de tous les crustacés Édriophthalmes, le corps de la Tanaïs peut être divisé en trois parties; une partie céphalique, une partie thoracique et une partie abdominale. La partie céphalique est formée par la tête et le premier segment thoracique soudés ensemble pour constituer, comme chez les Isopodes, *Anceus*, *Praniza*, ou chez les Amphipodes, *Caprella Leptomera*, un véritable céphalothorax. Ce céphalothorax affecte une forme différente chez le mâle ou chez la femelle adulte. Chez le mâle (Pl. X, fig 1) le céphalothorax se rétrécit fortement en avant, de large qu'il était à sa base, et atteint un peu plus du tiers de la longueur du corps; chez la femelle (Pl. X, fig. 2), le céphalothorax ne se rétrécit que fort peu vers son extrémité, et n'a que le quart de la longueur du corps. Les faces latérales du céphalothorax se joignent en avant du cadre buccal, en formant une arête, qui, chez le mâle, est très prononcée.

Les différences dans la conformation du céphalothorax du mâle et de la femelle ne sont pas aussi prononcées chez les jeunes animaux; chez les embryons elles n'existent pas du tout; embryons mâles et embryons femelles ont tous le même céphalothorax court et large, assez peu différent de celui de la femelle adulte.

Digitized by Google

Le thorax se compose de sept segments, plus larges que longs; le premier, comme nous venons de le voir, est soudé avec la tête, les six autres sont libres. Les trois premiers segments libres sont courts et presque égaux entre eux, les trois suivants sont plus longs, le sixième est le plus grand.

L'abdomen est plus court que le thorax, mais de même largeur que celui-ci, du moins dans sa partie antérieure; il est formé de cinq segments très courts, égaux entre eux, et se termine dans sa partie postérieure comme celui des véritables Isopodes, par une lamelle caudale aussi longue que large, dont le bord postérieur est légèrement arrondi. Cette lamelle caudale montre encore le vestige d'une segmentation en deux et représente par conséquent les sixième et septième segments abdominaux soudés ensemble, tandis qu'ils sont toujours libres chez les Amphipodes.

Antennes. L'extrémité antérieure du céphalothorax porte deux paires d'antennes. Les antennes supérieures sont insérées sur les côtés du bord antérieur de la tête, et sont un peu plus courtes que le céphalothorax; elles atteignent chez le mâle environ les $^2/_3$ de la longueur de celui-ci, et chez la femelle un peu plus de la moitié. De même que les antennes inférieures, elles ne présentent pas de différenciation en une partie basilaire et en une tigelle. Chez le mâle (Pl. X, fig. 3, *a*), les antennes supérieures se composent chacune de cinq articles; le premier est le plus long, tout en étant le plus fort, le cinquième est le plus petit. Les bords antérieurs de ces cinq articles portent quelques soies rudes et des soies auditives isolées; les deux derniers articles portent en outre des bâtonnets hyalins très longs; l'avant-dernier article en porte deux, et le dernier en porte quatre. Ces mêmes antennes ne sont chez la femelle (Pl. X, fig. 4, *a*), formées chacune que de

Digitized by Google

trois articles; le premier est long et fort, les deux suivants ont ensemble la même longueur que le premier. F. Müller (23, t. IV, fig. 3) fait erreur, quand il dessine chez la femelle cinq articles pour cette antenne.

Les antennes inférieures, insérées en dedans des antennes supérieures sont, chez le mâle comme chez la femelle, plus courtes et plus faibles que celles-ci. Chez les deux sexes (Pl. X, fig. 3, *b* et fig. 4, *b*), chaque antenne de cette paire se compose de six articles; les trois premiers égaux entre eux sont courts, puis suit un quatrième aussi long que les trois premiers, puis vient un cinquième de nouveau plus court, et enfin un sixième rudimentaire.

Je décrirai les yeux et les pièces buccales, en traitant les organes des sens et le tube intestinal.

Pattes thoraciques. Elles sont au nombre de sept paires. Chaque patte est insérée en dehors de la ligne médiane ventrale, près du bord latéral de chaque segment; malgré cette insertion, les quatre premières paires de pattes se dirigent en avant; seules, les trois dernières paires se dirigent en dehors. Comme cela a lieu chez quelques Isopodes, *Asellus*, *Serolis*, ou chez la majorité des Amphipodes, la première paire de pattes est transformée chez la *Tanais Oerstedii* en organe de préhension et ne sert pas à la marche. Cette paire de pattes affecte en outre une forme différente chez le mâle ou chez la femelle. Elle est très puissante chez le mâle (Pl. X, fig. 5); des cinq articles qui composent chaque patte de cette première paire [1] le premier est très petit, triangulaire, et s'articule au céphalothorax par son angle supérieur; le second, plus gros est à peu près quadrangulaire. Les troisième et quatrième articles sem-

[1] Comme je l'ai déjà fait dans mon étude en publication « die Amphipoden der Kieler Bucht » (5), je désigne encore ici comme 1er article le 1er article mobile de la patte et donne le nom d'épine terminale à celui que l'on désigne quelquefois comme étant le 7me article.

Digitized by Google

blent s'insérer tous les deux sur le second, mais ce n'est en réalité que le troisième seul qui s'y insère; ce troisième article, plus petit que le précédent, a la forme d'un triangle isocèle, l'angle le plus aigu est situé en avant. C'est seulement sur ce petit article que s'insère le quatrième plus gros et plus fort, et dont la forme varie avec le sexe; chez la femelle (fig. 6), il a la forme d'un gros triangle, le sommet postérieur s'appuyant sur le second article. Chez le mâle (fig. 5), le bord antérieur du triangle au lieu d'être droit, se prolonge en avant à partir de sa moitié, sous forme d'une lamelle mince, rectangulaire, dans l'épaisseur de laquelle se trouve logé l'organe de l'audition. Cet article en porte un cinquième plus court, ovoïde; chez le mâle, il se prolonge près de sa base et en dehors sous la forme d'un prolongement immobile, ayant à peu près la forme d'une hache; le bord supérieur de celui-ci porte trois soies, le bord inférieur seulement deux (fig. 5, *ah*). Cet article porte à son extrémité obtuse une longue et forte épine terminale mobile. Chez la femelle, il n'existe ni prolongement en hache, ni épine terminale; ce cinquième article a tout à fait la forme d'une pince didactyle dont le doigt supérieur est le seul mobile.

Les différences qui existent dans la conformation de cette première paire de pattes du mâle ou de la femelle, ne se font, comme pour le céphalothorax, que petit à petit. Chez les très jeunes embryons, chaque patte de cette paire a la forme d'une petite main didactyle (fig. 7); cependant, si on examine des embryons un peu plus âgés, l'on remarque que chez quelques-uns, un des doigts de la pince, le doigt supérieur, est un peu plus long que l'autre (fig. 8); ce sont des embryons mâles dont la première paire de pattes commence à se transformer. Le doigt supérieur de la main s'allonge, devient plus fort, l'épine terminale se forme, tandis que le doigt inférieur, ne sui-

Digitized by Google

vant pas ce développement, reste fixé au cinquième article primitif, perdant peu à peu sa forme de doigt pour se transformer en prolongement en hache. La figure 9 représente la patte gauche de la première paire de pattes d'un jeune mâle, qui montre comment se fait le développement du procès lamelleux du quatrième article.

Les six paires de pattes qui suivent, appartenant aux six segments thoraciques libres, sont à peu de chose près conformées toutes de la même façon. Les trois premières ne servent pas à la marche; elles se tiennent, dirigées en avant, entre les deux grosses pattes de la première paire, tandis que les trois autres servant exclusivement à la marche, se dirigent en dehors, en arrière. De ces six paires de pattes c'est la première qui est la plus longue, la troisième est la plus petite, mais toutes sont formées de cinq articles (fig. 10 et fig. 11). Le premier article est allongé, c'est le plus long de tous, il s'articule au thorax par un autre rudimentaire qui semble appartenir plutôt aux téguments des segments qu'aux pattes; le second article est très petit, de forme quadrangulaire et porte une épine sur son bord postérieur; les trois articles suivants sont de nouveau allongés, presque égaux entre eux. Quelques soies courtes sont insérées sur les bords antérieurs légèrement convexes de ces trois articles. A l'extrémité du cinquième article s'articule l'épine terminale; cette épine terminale est allongée pour les trois premières paires de pattes et se continue insensiblement avec le cinquième article; elle est surtout très longue à la première paire, beaucoup plus courte à la troisième paire. L'épine terminale des trois autres paires est très courte, recourbée en dedans en forme de crochet et nettement distincte de l'article qui la porte (fig. 11).

Appendices abdominaux. Les cinq premiers segments de l'abdomen portent chacun une paire d'appendices qui

Digitized by Google

servent à l'animal pour nager; ce sont donc avant tout des pattes ambulatoires, mais qui ne doivent pas, comme le fait F. Müller (24, p. 2), être considérées comme les fausses pattes ambulatoires des crustacés décapodes, car elles jouent aussi, comme je le montrerai plus loin, un rôle dans l'acte de la respiration comme celles des Isopodes. Chaque appendice est formé d'un gros article basilaire court, s'insérant près du bord latéral gauche ou droit de chaque segment; cet article basilaire se dirige en dehors et porte deux articles lamelleux qui s'y insèrent l'un à côté de l'autre (fig. 12). De ces deux articles, l'interne est le plus court; mais les bords externes des deux sont garnis de longues soies barbelées. Le bord interne de l'article basilaire porte en outre une forte épine.

Les sixième et septième segments abdominaux sont donc soudés ensemble et forment comme chez les Isopodes une lamelle caudale, cependant il reste encore une trace de segmentation aux points d'insertions des appendices caudaux (fig. 13). Cette lamelle est tout d'abord de même largeur que le dernier segment abdominal et a la longueur des trois derniers ensemble; mais au niveau des insertions des appendices caudaux, elle se rétrécit subitement pour se terminer postérieurement sous un angle obtus garni de chaque côté de deux soies. C'est cette dernière partie de la lamelle située en arrière des appendices caudaux, qui doit être considérée comme le septième segment et qui est analogue au telson des Amphipodes.

Les deux appendices caudaux représentent une paire de pattes natatoires transformées, ne servant plus aux mouvements de l'animal et ayant subi une segmentation. Chaque appendice se compose d'un article basilaire, qui en porte deux autres, mais ayant la forme de tigelles, l'une externe et l'autre interne. La tigelle interne est la plus grande et a la longueur de la lamelle caudale; elle est

Digitized by Google

formée de quatre articles; les deux premiers, d'égale grandeur, sont plus longs que l'article basilaire, les deux autres qui suivent sont plus courts. Les trois derniers articles ont leurs bords postérieurs garnis de soies, le dernier article en porte trois très longues externes et une interne plus petite. La tigelle extérieure n'est composée généralement que d'un seul article dont l'extrémité n'arrive qu'à la $^1/_2$ du premier article de la tigelle interne; cependant chez quelques femelles, j'ai pu observer cette tigelle externe formée de deux articles, le second était très court.

Sauf une ou deux petites divergences insignifiantes, la description que je viens de faire du mâle et de la femelle de la Tanaïs trouvée dans le golfe de Kiel concorde, ainsi que mes dessins, avec la description et les dessins que donne F. Müller de la *Tanais Rynchites* et *balticus*. Un simple rapprochement des descriptions d'animaux adultes ne suffisait cependant pas pour prouver que ce dernier auteur avait décrit sous le premier nom le mâle, sous le second, la femelle d'une seule et même espèce. Le développement de l'embryon, en particulier celui du céphalothorax, le développement de la première paire de pattes thoraciques chez ceux-ci, devaient être soigneusement étudiés; c'est ce que j'ai fait et déjà démontré dans le cours de la description qui précède.

Ce premier point établi, je devais rechercher en outre, si les espèces trouvées à Greifswald et à Kiel étaient nouvelles et rechercher si Lilljeborg (19), dans son remaniement des espèces de Tanaïs trouvées dans les mers septentrionales, avait eu raison de ranger sous le nom de *Tanais Oerstedii*, espèce décrite par Kröyer, les deux espèces susnommées de Fr. Müller et la *Tanais Curculio* décrite également par Kröyer. Les descriptions de Lilljeborg et de Kröyer étant écrites en langues suédoise et danoise, j'ai dû m'en tenir surtout à la diagnose latine de

Digitized by Google

ces auteurs, voici celle que donne LILLJEBORG. *Tanais Oerstedii.* KRÖYER. *Quadammodo obesus, oculi distincti, mobilis nigri. Antennæ superiores 3 (♀) — 5 (♂) segmentis compositæ, segmento ultimo quam primum breviore. Pedes abdominales ultimi paris biramosi, ramosum exterior bi et interior quadri-articulatus, ille segmento 1: mo hujus brevior.*

Cette diagnose est bien celle de l'espèce que je viens de décrire, sauf pour deux points qui sont: 1° la mobilité des yeux, mobilité que je n'ai jamais pu observer pour ceux de la Tanaïs du golfe de Kiel, et 2° la tigelle externe biarticulée des appendices abdominaux qui est plutôt un cas rare pour cette Tanaïs. Cependant, il est fort probable que LILLJEBORG, travaillant avec des animaux conservés dans l'alcool, ait admis, comme étant un fait général, l'observation de FRITZ MÜLLER (24, p. 2) qui observe cette mobilité des organes de la vision pour une espèce voisine de la *Tanais dubius.* Il se peut fort bien aussi que LILLJEBORG, lorsqu'il décrit sans faire aucune exception, deux articles pour la tigelle externe des appendices abdominaux, n'ait pas eu sous les yeux des exemplaires femelles dont la tigelle externe de ces appendices n'était formée que d'un seul article. Par conséquent, ces deux divergences disparaissent d'elles-mêmes, et avec LILLJEBORG je considère les deux espèces de F. MÜLLER et celle trouvée à Kiel, comme étant les *Tanais Oerstedii* mâle et femelle.

IVES DELAGE, dans son mémoire sur l'appareil circulatoire des Édriophthalmes, propose de classer dans le genre *Paratanais* fondé par DANA (9) toutes les Tanaïs dont les appendices abdominaux possèdent deux tigelles et de ne classer dans le genre *Tanais* que les espèces qui n'en possèdent qu'une. A mon avis, ce caractère n'est pas assez important pour établir deux genres différents qui, si on les gardait seraient trop intimement liés entre eux précisément par la *Tanais Oerstedii* dont la tigelle externe de

Digitized by Google

chaque appendice n'est formée généralement que d'un petit article.

TÉGUMENT

Le tégument, ou la peau du corps, est formé par une couche interne de cellules, *l'hypoderme*, qui exsude une couche externe chitineuse. C'est cette couche chitineuse rigide qui est la plus épaisse; son épaisseur varie au céphalothorax; à la première paire de pattes, la chitine a 0,009 mm. d'épaisseur, elle est beaucoup plus mince à l'abdomen, aux pattes ambulatoires, à la face ventrale du corps et en général aux articulations des segments et à celles des articles qui composent les appendices. Vue de face, la couche cuticulaire présente des champs polygonaux criblés de petits trous qui ne sont autre chose que les pores de nombreux petits canaux qui la traversent. En coupe optique (Pl. X, fig. 14) ces canaux parallèles parcourent toute l'épaisseur de la chitine, et donnent à celle-ci un aspect strié. Outre cette striation, la chitine en présente une autre transversale dont les stries moins serrées mais toujours parallèles, accusent fort bien le mode suivant lequel la couche chitineuse s'est formée et s'est épaissie. La chitine ne présente sans cela aucune sculpture particulière comme on l'observe souvent chez d'autres crustacés voisins. Les soies, poils, épines, qui se trouvent répandus sur les appendices ne sont pas autre chose que des produits cuticulaires, dont la formation a été provoquée tout d'abord par des prolongements de l'hypoderme.

Chez de vieux exemplaires, la chitine est incrustée de sels calcaires, et lorsqu'on la soumet à un acide quelconque elle produit un fort dégagement gazeux. Ces concrétions calcaires se présentent sous deux formes : tantôt ce sont de petits amas de structure cristalline, formés par

Digitized by Google

l'agglomération de fines aiguilles (fig. 15), tantôt ces concrétions sont rondes, formées de couches concentriques; au centre de pareilles concrétions, on remarque alors un noyau qui se colore fortement par le carmin et duquel partent une quantité de petits rayons (fig. 16). Les concrétions sont tout à fait semblables à celles que HOEK (14) trouve dans la chitine des Caprellides. La forme des dépôts calcaires semble donc dépendre de la présence ou de l'absence d'un noyau hypodermique.

Au-dessous de la couche chitineuse se trouve l'hypoderme dont la présence chez de vieux exemplaires ne peut être constatée qu'en traitant ceux-ci par le nitrate d'argent. Sur une coupe optique du tégument (fig. 14, *hy*), on se persuade facilement que cet hypoderme est fort mince et on n'y remarque que quelques noyaux disséminés; vu de face (fig. 17), cet hypoderme est formé par une couche unique de grosses cellules pavimenteuses renfermant un très petit noyau. L'hypoderme ne renferme jamais de pigment.

Glandes tégumentaires. On désigne généralement sous le nom de glandes tégumentaires ou glandes dermiques, des formations glandulaires décrites tout d'abord par LEYDIG (16) chez les insectes coléoptères, hyménoptères, lépidoptères, mais qui aujourd'hui semblent être tout aussi fréquentes chez les crustacés, particulièrement chez les Édriophthalmes. Chez les Amphipodes, ces glandes tégumentaires se trouvent au-dessous des téguments des pattes thoraciques, Corophiens par exemple, ou à la fois dans les pattes et d'autres parties du corps — Hypérides et Orchestides. Chez les Isopodes, la présence de pareilles glandes a été signalée dans l'abdomen. Les glandes tégumentaires de la *Tanais Oerstedii* sont représentées : 1° par trois paires de grosses glandes situées au-dessous des téguments latéraux des trois premiers segments libres

Digitized by Google

du thorax (Pl. X, fig. 18, *a*); 2° par douze paires de glandes, beaucoup plus petites que les précédentes, situées dans les parties latérales de tous les segments thoraciques et abdominaux et dans la tête (fig. 18, *b*). Les premières de ces glandes sont des glandes en grappe, dont les éléments présentent à peu de chose près la même structure que celle que MAYER, CLAUS et NEBESKI ont décrites pour les glandes des *Phronima*, *Hyperia* et *Corophium*.

Si l'on examine à un fort grossissement les éléments glandulaires qui composent une glande en grappe, on remarque (fig. 19) que chaque élément se compose d'une masse de protoplasma renfermant deux belles vésicules nucléaires très claires, *n*, contenant chacune un nucléole. L'existence de deux vésicules nucléaires dans chaque élément, prouve que celui-ci n'est pas formé d'une seule cellule, mais de deux. A peu près au centre de l'élément glandulaire, le protoplasma forme une zone plus sombre qu'à sa périphérie et renferme, au lieu de granulations très fines et des vacuoles isolées, des granules allongés en forme de bâtonnets très réfringents, qui ne sont autre chose que le produit de sécrétion de l'élément glandulaire. Cette sécrétion ne se fait pas seulement au centre de l'élément glandulaire, mais dans tout le protoplasma environnant d'où elle est enlevée par des canaux excessivement fins (fig. 19, *c*), très probablement sans parois et qui convergent tous comme les rayons d'une roue vers la partie centrale plus sombre de l'élément qui fonctionne plutôt comme un réservoir. Ces petits canalicules ne sont pas ramifiés, ne s'anastomosent pas entre eux, et disparaissent insensiblement dans le protoplasma. C'est de la partie centrale fonctionnant comme réservoir, que part un canal excréteur *c. c.* élargi en ampoule à son origine et qui se rend sans s'anastomoser avec ceux des éléments voisins dans un des deux canaux collecteurs communs. Ceux-ci,

Digitized by Google

après avoir parcouru toute la glande, se réunissent à l'extrémité antérieure de celle-ci en un seul canal unique, qui débouche au dehors par l'extrémité perforée de l'épine terminale d'une des pattes appartenant aux trois premiers segments libres du thorax.

Les éléments glandulaires de chaque glande en grappe sont entourés par une fine membrane adventive provenant du tissu connectif graisseux qui les entoure, mais qui ne se continue ni avec les canaux excréteurs, ni avec les canaux collecteurs.

Les auteurs qui ont décrit des glandes à peu près semblables soit chez les Amphipodes, soit chez les Isopodes, ne sont pas d'accord sur la structure intime des canaux excréteurs. Tandis que Claus (7, p. 18) et Nebeski (27, p. 3) démontrent l'existence de parois chitineuses très minces pour ces canaux, Mayer (20, p. 40) soutient au contraire que ces canaux n'ont pas de parois propres et que ce sont de simples lacunes existant dans le protoplasma. Weber (29, p. 605), qui décrit de pareilles glandes qu'il trouve répandues dans l'abdomen des Triconiscides, croit plutôt qu'à leur origine, les canaux excréteurs, sous la forme de fins canalicules rayonnant dans l'élément glandulaire, ne possèdent pas de parois et ne sont que de simples lacunes du protoplasma; peu à peu, suivant le même auteur, ces parois formées uniquement de protoplasma, se durciraient jusqu'à prendre dans le voisinage de l'ouverture de sortie du canal collecteur, une consistance chitineuse. Quoique les observations de Weber paraissent fort conciliantes, celles que j'ai faites me forcent cependant à admettre l'opinion de Mayer; car en traitant soigneusement des exemplaires par la potasse, les canaux excréteurs et collecteurs disparaissent sans laisser aucune trace de chitine; il en est de même pour des exemplaires traités, comme l'a fait Claus, par l'alcool et éclaircis simplement

Digitized by Google

dans l'essence de girofle. Il est encore une autre observation qui démontre à mon avis d'une façon plus positive l'absence complète de parois résistantes pour les canaux, c'est celle-ci : Le canal collecteur unique d'une glande ne suit pas toujours dans la patte qu'il traverse une direction rectiligne, mais il décrit souvent de petites circonvolutions ; il se divise en deux branches qui se réunissent de nouveau un peu plus loin, ou présente sur son trajet des étranglements et épaississements successifs. Ce sont là de petites modifications qui certainement ne pourraient se produire si le canal collecteur possédait des parois pas même chitineuses, mais présentant seulement un certain degré de résistance.

Ces trois paires de glandes sont surtout bien développées chez les femelles qui portent des embryons dans leurs poches incubatrices ; chez ces mêmes animaux, le nombre d'éléments glandulaires dont le protoplasma est presque entièrement transformé en sécrétion est aussi plus considérable que dans les glandes des mâles adultes ou de vieux exemplaires des deux sexes.

Le rôle physiologique que jouent ces glandes en grappe ne peut être contesté ; elles sécrétent un produit se durcissant à l'eau, à l'aide duquel Tanaïs mâles et femelles se construisent une retraite tubuleuse. La sécrétion à l'état frais et à l'œil nu paraît filamenteuse ; mais observée sous le microscope, on voit que cette sécrétion est formée d'amas de petits corpuscules en bâtonnets en tout semblables à ceux qui étaient contenus dans les éléments glandulaires. La nature de cette sécrétion est plutôt colloïde que mucilanigeuse, car elle ne se coagule pas par l'alcool, ne forme pas d'émulsion avec l'huile d'olive, ne change pas d'aspect soumise à l'acide osmique ou à la potasse, enfin ne se colore pas par le carmin acétique.

Outre ces trois paires de glandes que j'appellerai *glan-*

Digitized by Google

des thoraciques, il existe dans chaque segment du thorax et de l'abdomen et dans la partie antérieure de la tête des mâles une paire de glandes beaucoup plus petite que celles que je viens de décrire (fig. 18, *b*); elle est située au-dessous des téguments des faces latérales des segments. Une de ces glandes examinée sous le microscope a tout à fait la forme d'une poire (fig. 20) et l'on reconnaît sans peine qu'elle n'est constituée que d'un seul élément glandulaire à contenu granuleux renfermant des vacuoles et deux noyaux clairs *n* avec nucléoles.

L'extrémité rétrécie de l'élément se continue insensiblement sous la forme d'un petit canal légèrement sinueux qui débouche au dehors, près du bord inférieur de chaque segment, par un pore de la chitine Le canal excréteur de l'élément glandulaire est aussi dilaté à son origine en forme d'ampoule; à la base de cette dilatation, j'observe un noyau *n*. Ce noyau est supposé par Claus être le reste d'une cellule, qui tout en s'allongeant se serait transformée en réservoir et en ampoule. Chaque glande en poire serait donc un complexe de trois cellules et non de deux. Sauf l'existence de ce noyau que je n'ai pas pu constater dans les éléments glandulaires des glandes thoraciques, et l'absence des granules en bâtonnets qui sont remplacés par une sécrétion à aspect homogène, les glandes en forme de poires ont la même structure. Dans les trois premiers segments thoraciques, ces glandes sont situées plus près du bord inférieur des segments que dans les autres.

Une paire de petites glandes s'observe aussi dans la partie antérieure de la tête des Tanaïs mâles; mais ces glandes, quoique conservant la forme d'une poire, affectent une autre structure. Chaque glande de cette paire se compose (fig. 21) de deux cellules nettement séparées l'une de l'autre, renfermant dans le protoplasma clair granuleux un noyau rond et très brillant.

Digitized by Google

Ces deux cellules sont entourées d'une membrane adventive qui se prolonge en arrière sous la forme d'un filament très fin, tandis qu'en avant elle semble se continuer avec le canal excréteur rectiligne qui se dirige vers la base des antennes inférieures. Est-ce que les deux canaux excréteurs des deux glandes s'ouvrent à la base des antennes inférieures, ou s'ouvrent-ils à la face ventrale de la tête? C'est ce que je n'ai pu découvrir.

Ces glandes ne sont en tout cas pas des glandes antennaires si généralement répandues chez les Amphipodes, car leur structure très simple m'engage plutôt à les considérer comme étant une modification des glandes, des segments thoraciques et abdominaux.

Quant au rôle physiologique que doivent remplir ces glandes en poires, je ne peux rien dire de précis. Cependant des observations répétées, faites sur des animaux tenus pendant plusieurs semaines en aquarium, m'engagent à supposer qu'elles sécrètent un produit qui doit empêcher le dessèchement complet des téguments de l'animal, lorsque celui-ci surnage et flotte accidentellement à la surface de l'eau. Je reviendrai du reste sur ce sujet dans le chapitre BIOLOGIE.

SYSTÈME NERVEUX

Le système nerveux de la *Tanais Oerstedii* comprend une masse nerveuse sus-œsophagienne ou cerveau, une masse nerveuse sous-œsophagienne et une chaîne ganglionnaire ventrale. La première de ces parties, que l'on nomme encore très souvent ganglion cérébral, est située dans la moitié antérieure dorsale de la tête, sa forme varie naturellement avec la forme de celle-ci; elle est en effet allongée chez le mâle (Pl. X, fig. 23), tandis

Digitized by Google

qu'elle est courte et s'étale latéralement chez la femelle (fig. 22). Cependant chez les deux sexes, on reconnaît facilement que cette masse sus-œsophagienne est formée de deux portions nettement distincte l'une de l'autre; l'une supérieure aplatie, divisée longitudinalement en deux moitiés semblables, les ganglions optiques (fig. 22, 23, *g*, *op*), l'autre, située au-dessous, plus volumineuse, le cerveau proprement dit (fig. 22, 23, *c*).

Chez le mâle, les ganglions optiques (fig. 23, *g op*) sont allongés, ils ont une forme triangulaire et ne recouvrent pas entièrement le cerveau proprement dit; chez la femelle, dont la tête est plus courte, ces mêmes ganglions (fig. 22, *g*, *op*) sont ramassés et s'avancent de chaque côté de la tête. Les ganglions optiques sont séparés l'un de l'autre, du moins superficiellement, par un sillon dans lequel se loge l'artère céphalique qui s'avance jusqu'à la base des antennes; par leurs faces internes, ces deux ganglions sont reliés intimement au cerveau. Les deux nerfs optiques sortent chez le mâle des extrémités allongées des deux ganglions (fig. 23, *n*, *op*) et se dirigent directement sous la forme de minces filets nerveux vers la base des pédoncules oculaires; chez la femelle les ganglions optiques affectent une autre forme, les nerfs optiques (fig. 22, *n*, *op*) sont très courts et sortent des angles antérieurs externes des ganglions.

Le cerveau proprement dit ainsi que les ganglions que je viens de décrire, diffèrent de forme chez le mâle et chez la femelle; chez le mâle comme chez la femelle, le cerveau est arrondi, globuleux dans sa partie inférieure; tandis que sa partie supérieure reliée aux ganglions optiques est allongée chez le mâle et aplatie, ramassée au contraire chez la femelle.

C'est de la partie supérieure du cerveau que partent antérieurement les deux paires de nerfs antennaires

Digitized by Google

(fig. 23, na[1], na[2]). Sur le trajet des nerfs antennaires qui se rendent aux antennes inférieures du mâle, on observe, près de l'insertion de celles-ci, une grosse cellule étoilée, qui me semble être une cellule de nature nerveuse. Cette masse nerveuse sus-œsophagienne est contenue dans une gaîne de tissu connectif qui se prolonge sous la forme d'attaches connectives des ganglions optiques jusque dans le voisinage des cavités branchiales et aux téguments de la tête.

Les deux commissures nerveuses (fig. 22, *co*) qui relient la masse nerveuse sus-œsophagienne à la masse nerveuse sous-œsophagienne entourent l'œsophage comme un collier et sont très courtes chez la femelle, un peu plus longues chez le mâle; elles prennent naissance dans les parties latérales du cerveau proprement dit. La masse ganglionnaire sous-œsophagienne (fig. 22, *g*, *s*, *o*) n'est pas aussi volumineuse que la masse supérieure. Quoique son origine pluriganglionnaire ne soit pas nettement accusée, elle se différencie en une portion antérieure, hémisphérique qui se continue postérieurement sous la forme d'un large ruban et se confond avec le premier ganglion thoracique de la chaîne ganglionnaire ventrale (fig. 22, l).

C'est de cette masse ganglionnaire sous-œsophagienne que partent les nerfs qui innervent les parties buccales.

Des douze ganglions qui composent la chaîne ventrale (Pl. XI, fig. 24), sept appartiennent au thorax et cinq à l'abdomen. Les sept premiers ganglions thoraciques (I-VII) sont à peu de chose près tous de même dimension; il en est de même pour les quatre premiers ganglions abdominaux, seul le cinquième est plus gros que les autres. La forme de tous les ganglions de la chaîne est celle d'une demi-sphère, la face plane étant tournée du côté du dos; le cinquième ganglion abdominal fait exception et a une forme conique.

Digitized by Google

La disposition des cellules nerveuses dans les ganglions, ainsi que la duplicité des commissures qui les relient, montrent que cette chaîne nerveuse ventrale unique provient, phylogénétiquement parlant, de la soudure de deux chaînes nerveuses latérales. S'il y a eu concentration dans le sens latéral, il en existe une aussi dans le sens longitudinal, concentration qui est accomplie chez les crustacès Décapodes. Le premier ganglion thoracique de la chaîne est soudé avec la masse sous-œsophagienne par suite de la fusion du premier segment thoracique avec la tête. Outre cette soudure, il existe une concentration marquée pour les ganglions abdominaux, car au lieu d'occuper chacun leur place dans les segments respectifs auxquels ils appartiennent, ils sont rapprochés du dernier ganglion thoracique de telle façon que le premier et le second ganglion sont situés dans le dernier segment thoracique, le troisième dans le premier segment abdominal, le quatrième dans le second, enfin le cinquième, dans le troisième segment. Ce cinquième ganglion abdominal qui termine la chaîne est, comme je l'ai déjà fait observer, plus gros que les autres, parce qu'il résulte de la fusion des sixième et septième ganglions abdominaux; fait qui est prouvé comme nous le verrons par les deux paires de nerfs qui en partent et qui se rendent dans la lamelle caudale.

Si, avant de passer à d'autres détails, je compare le système nerveux de la *Tanais Oerstedii* au système nerveux des crustacés Édriophthalmes dont il se rapproche le plus, je constate qu'il ressemble davantage à celui des Isopodes qu'à celui des Amphipodes.

Chez les Amphipodes, la chaîne ganglionnaire ventrale n'est formée, chez les Gammarides par exemple, que de sept ganglions thoraciques et de quatre ganglions abdominaux, chez les Phronimides, il n'existe même que cinq ganglions thoraciques. Chez les Isopodes, une pareille

Digitized by Google

concentration des ganglions thoraciques n'a jamais lieu, et s'il y a une concentration, elle n'atteint que les ganglions abdominaux dont le nombre peut être réduit à quatre (*Idothea*) même à un seul (*Asellus, Porcellio*); chez certains genres le nombre des ganglions peut être aussi comme pour la Tanaïs de cinq, par exemple chez les *Ligidium Cymothoa.*

Ganglions thoraciques et abdominaux sont reliés entre eux par une commissure nerveuse double; naturellement, la longueur de cette commissure variera avec la longueur des segments. Entre la masse sous-œsophagienne et le premier ganglion thoracique elle est nulle, par suite de la fusion du premier segment avec la tête; cette commissure est courte entre les premier, deuxième et troisième ganglions; elle est plus longue entre les ganglions thoraciques suivants; enfin elle est très courte entre les ganglions abdominaux.

Chaque ganglion thoracique donne naissance à trois paires de nerfs (Pl. XI, fig. 25); une paire postérieure *a)* la plus puissante, innerve les pattes du segment auquel appartient le ganglion; une paire antérieure *b)* moins considérable, innerve la musculature dorsale du segment, enfin une paire ventrale *c)* prenant naissance près d'elle, innerve la musculature ventrale. De la paire des nerfs antérieurs partent de fins filets nerveux qui très probablement se rendent aux organes génitaux. Malgré le déplacement qu'ont subi les ganglions abdominaux, la paire de nerfs qui innerve la première paire d'appendices part du premier ganglion abdominal, il en est de même pour les trois paires d'appendices suivants. Du cinquième ganglion abdominal, il part trois paires de nerfs; la première se rend à la cinquième paire d'appendices, la seconde aux appendices caudaux et la troisième dans la partie postérieure de la lamelle caudale, celle que nous avons

Digitized by Google

désignée comme étant l'analogue du telson des Amphipodes. Ainsi donc, le cinquième ganglion abdominal résulte bien de la fusion de trois ganglions. Il ne part pas de nerfs des deux commissures qui relient les ganglions entr'eux. Quant à la structure histologique du système nerveux, les éléments en sont trop petits pour que je puisse donner des détails; cependant je veux signaler l'existence d'une gaîne conjonctive qui entoure les commissures et ganglions de la chaîne ventrale. Cette gaîne, entrevue déjà par LEYDIG (17, p. 217) autour de la chaîne ganglionnaire des *Porcellio, Oniscus, Asellus* et chez les insectes, *Gryllotalpa, Forficula* a une structure cellulaire facilement reconnaissable même sur des animaux vivants (fig. 25, *n, ext.*). Autour des commissures et ganglions, cette gaîne n'est formée que d'une simple couche de cellules allongées à contenu très clair, dans lequel on remarque par-ci par-là quelques granules de nature graisseuse et un noyau ovoïde; entre les deux commissures, ces cellules sont plus nombreuses et alignées les unes à la suite des autres, en général sur quatre rangs. Cette gaîne conjonctive, que je désignerai avec LEYDIG du nom de *névrilème externe*, s'arrête à la naissance des nerfs qui sont, comme l'est du reste toute la chaîne ventrale, entourés par le névrilème interne très fin, ne montrant pas de structure cellulaire. Ce névrilème externe n'est qu'une modification du tissu connectif graisseux, car les cellules qui le constituent ont le même aspect et contiennent comme les cellules de celui-ci des globules graisseux, moins gros cependant et moins nombreux.

ORGANES DES SENS

Bâtonnets hyalins. Ceux-ci ont déjà été si souvent décrits

Digitized by Google

chez les crustacés Édriophthalmes que je me contente de signaler leur présence, renvoyant pour d'autres détails aux travaux de LEYDIG (18), HŒK (14) et au mien (5). Ces bâtonnets hyalins (Pl. XI, fig. 26, *b*, *h*), auxquels on attribue généralement une fonction olfactive, existent chez la *Tanais Oerstedii* sur les deux derniers articles des antennes supérieures; l'avant-dernier en porte deux et le dernier article en porte chez le mâle quatre, chez la femelle deux seulement. Ces bâtonnets hyalins sont, comme le montre du reste la figure 26, très longs et présentent deux ou trois étranglements.

Soies auditives (fig. 26, *s*, *a*). Elles ne diffèrent également pas de celles décrites pour des crustacés voisins (voir HENSEN). Ces soies sont répandues en petit nombre sur les articles des antennes supérieures et inférieures du mâle et de la femelle et sur les appendices caudaux. Outre ces soies auditives, j'ai découvert chez la *Tanais Oerstedii* un organe que je n'hésite pas à décrire comme étant un *véritable organe auditif*.

Cet organe auditif est une petite vésicule ovale à grand axe de 0,045^{mm} de long, le petit n'ayant que 0,027^{mm}; elle est située dans l'épaisseur du prolongement lamelleux du quatrième article de la première paire de pattes du mâle (Pl. I, fig. 5, *v*, *a*).

L'organe (Pl. XI, fig. 27) n'est pas profond, car ce procès lamelleux vu de profil n'est pas du tout épais; c'est une simple invagination du tégument et la couche chitineuse *c*, qui en forme les parois, a conservé la même épaisseur et la même structure que la chitine tégumentaire. Cette vésicule sans canal, communique au dehors par une ouverture en forme de boutonnière placée suivant le grand axe de la vésicule et située à la face interne du prolongement lamelleux; c'est par cette ouverture que pénètrent dans l'intérieur de la vésicule des

Digitized by Google

algues, diatomées et autres corps étrangers. Autour de cette ouverture, la chitine des parois de la vésicule semble être plus mince, car elle présente très souvent des plis. Pour pouvoir conclure que j'avais vraiment à faire à un organe auditif analogue par sa structure externe et ses rapports avec le milieu ambiant, aux organes auditifs de la larve Zoeä et des crustacés supérieurs, je devais pouvoir constater la présence d'un nerf arrivant à la vésicule et s'y terminant dans des soies ou poils auditifs, en admettant que les algues et diatomées contenues généralement dans la vésicule remplissent le rôle d'otolithes.

Plusieurs recherches que je fis en partie avec M. le professeur Hensen qui me prêta son aimable concours en cette occasion, restèrent infructueuses, nous ne pouvions découvrir ni nerfs, ni poils auditifs. Ce n'est qu'étant près de terminer mes observations, que je fus assez heureux pour pouvoir constater, ayant sous le microscope la vésicule auditive d'un jeune animal vivant qui ne contenait absolument pas de corps étrangers et dont la chitine n'avait pas encore acquis une grande épaisseur, la présence de poils très fins, très courts, distribués en une seule rangée sur une petite partie de la face interne de la paroi chitineuse du fond de la vésicule et qui flottaient à l'intérieur de celle-ci (fig. 27, *s*, *a*).

Par contre, je ne pus observer aucune trace de nerf, arrivant à la vésicule, soit à l'état frais, soit en traitant cette vésicule, si favorable pour son étude, par de l'acide osmique. Mes observations sur la structure de cet organe ne sont par conséquent pas tout à fait concluantes. Si outre les détails de structure que je viens de décrire, je tiens compte du fait que cet organe n'existe que chez les mâles seulement qui, comme je le montrerai plus loin, ne séjournent ordinairement pas dans les retraites

Digitized by Google

comme le font les femelles mais qu'ils courent ici et là à la recherche de celles-ci; si je tiens compte en outre du fait que F. Müller (24, p. 2) signale aussi la présence d'un organe auditif situé à la base des antennes supérieures chez l'espèce de Tanaïs qu'il a étudiée, je ne crois pas m'égarer en attribuant à cette vésicule le rôle physiologique d'une vésicule auditive.

En décrivant la première paire de pattes du mâle, j'ai fait observer que le cinquième article de chaque patte se prolongeait à sa base sous la forme d'appendice en hache (Pl. X, fig. 5, *a*, *h*). Ce prolongement, examiné au microscope après traitement préalable par l'acide osmique (Pl. XI, fig. 28), présente une structure vésiculeuse. Au-dessous de la chitine épaisse, s'étend l'hypoderme (*hy*) facilement reconnaissable à ses petits noyaux; les cellules qui le forment ne sont pas polygonales, mais sont étirées de telle sorte qu'elles forment un réticulum à mailles renfermant des vésicules de grosseur différente qui ne sont pas de nature graisseuse, puisqu'elles ne se colorent pas par l'acide osmique.

Ce petit appendice n'existe pas sans jouer son rôle physiologique. Le cinquième article, en se mouvant, élève ou abaisse en même temps l'appendice en hache au-devant du prolongement lamelleux qui contient la vésicule auditive. L'orifice de celle-ci pourra donc être en tout ou en partie fermé; il ne pourra pénétrer ainsi dans l'intérieur de la vésicule qu'une certaine quantité de corps étrangers et d'une certaine grandeur, qui sans cela pourraient obstruer complètement la vésicule auditive.

A la base de chaque patte de cette même paire chez les deux sexes, j'ai découvert un autre organe situé dans l'épaisseur du second article, à peu près dans son milieu (Pl. XI, fig. 29, *o*. Pl. X, fig. 5, *bo*). La forme de ce petit organe est aussi ovalaire; il est un peu plus grand que

Digitized by Google

celui que je viens de décrire ; le petit diamètre a 0,036^{mm} de long, le plus grand 0,063^{mm}.

Sur des animaux cuits dans la potasse, on remarque que cet organe est, comme la vésicule auditive, une invagination des téguments en forme de sac, et qu'il communique encore avec l'extérieur, par une petite fente située du côté externe sur la ligne d'articulation du second article et du troisième article de la patte (Pl. XI, fig. 29, *o*, 5). Les parois de ce sac n'ont pas partout la même épaisseur ; tandis que la chitine a au fond de l'invagination la même épaisseur que celle du tégument, elle est mince et plissée autour de son ouverture et dans les faces latérales. Remarquant que le fond de l'organe se noircissait très rapidement par l'acide osmique, je lui supposais immédiatement une nature nerveuse. En effet, vu de son côté interne, on observe entrant dans le premier article, un petit nerf qui se rend à la face interne du fond du sac ; arrivé là, ce nerf semble s'étaler comme le montre la fig. 30, en formant un petit réseau nerveux. De ce réseau partent des terminaisons nerveuses, qui après avoir traversé les pores de la paroi chitineuse, flottent sous la forme de fines fibrilles très ténues, dans l'intérieur du sac (fig. 30, *t*, *n*,). Ces fibrilles sont bien des terminaisons nerveuses tout à fait libres, nues, puisque sur des exemplaires cuits dans la potasse, je ne remarque pas trace de soies à l'intérieur de ce sac invaginé. Il n'est pas rare de voir dans cet organe des granulations très réfringentes de nature inorganique (fig. 29, *g*) qui s'y sont formées ou qui y sont entrées par l'orifice en fente. Je ne saurais dire si le nerf qui se rend à cet organe provient directement du premier ganglion thoracique, ou si ce n'est qu'un rameau du nerf qui innerve chaque patte de la première paire ; quoi qu'il en soit, cet organe se noircissant rapidement par l'acide osmique me fit supposer que

Digitized by Google

j'avais peut-être à faire à un organe phosphorescent d'une structure toute spéciale. Des expériences répétées à toute heure de la nuit sur des Tanaïs que j'avais isolées dans un petit aquarium, ne m'ont pas permis de conclure en faveur de cette hypothèse, car jamais je n'ai pu observer le moindre phénomène lumineux. Quelles sont donc les fonctions physiologiques de cet organe qui, je le répète, n'a pas encore été constaté chez aucun crustacé ? Je crois que cet organe est le siège d'une sensibilité spéciale, et qu'il remplit des fonctions analogues à celles que l'on attribue généralement à la ligne latérale des poissons ; c'est-à-dire que comme celle-ci, l'organe en question peut être impressionné soit par des différences de température du milieu ambiant, soit par les variations dans la salure, soit aussi par les mouvements de diverses natures qui peuvent se produire dans ce milieu-là. Une comparaison histologique ne peut et ne doit pas être faite entre la ligne latérale des poissons et l'organe que nous venons de décrire ; cependant, je ne puis m'empêcher de constater que dans les deux cas, l'on a affaire à une invagination du tégument traversée par des nerfs qui se terminent sous la forme de terminaisons nerveuses très fines.

Organe de la vision. Les deux yeux sont placés près de la base des antennes supérieures ; chaque œil est porté par un court pédoncule immobile, conique, dont la pointe se dirige en dehors en s'abaissant légèrement (Pl. X, fig. 1 et 2). La face interne de chaque pédoncule conique est concave, la face externe convexe (Pl. X, fig. 22). L'épaisseur de la chitine des pédoncules est la même que celle des téguments de la tête et ne forme jamais intérieurement, ni chez le mâle, ni chez la femelle, des excroissances en forme de lentilles que décrit Müller (24, p. 2) pour les yeux du mâle de l'espèce de Tanaïs qu'il a observée. Des exemplaires mâles et femelles cuits dans la potasse montrent à

Digitized by Google

l'évidence que les yeux de la *Tanais Oerstedii* sont à cornée parfaitement lisse, et je crois qu'il en est ainsi pour toutes les espèces du genre *Tanais*. L'observation que fait encore le même naturaliste sur la mobilité des yeux de son espèce mérite d'être contrôlée, car VAN BENEDEN (3, p. 76) et moi, nous n'avons jamais constaté une mobilité quelle qu'elle soit chez les Tanaïs dont nous nous sommes occupés.

Le nombre des cônes cristallins qui composent chaque œil est peu considérable, j'en ai toujours compté 12. Ces cônes (Pl. XI, fig. 31) sont très courts et tous, ceux du centre comme ceux de la périphérie de l'œil, ont les mêmes dimensions. Chaque cône présente à sa surface externe libre de tout pigment, une division incomplète en deux segments comme c'est le cas général pour les cônes cristallins des yeux des Amphipodes. Sauf la partie externe convexe, le cône est enfoui dans un pigment noir ; si par la méthode du blanchîment, on fait disparaître ce pigment, on voit que cette partie du cône nommée aussi rétinule est formée extérieurement de quatre cellules allongées renfermant chacune un petit noyau, tandis que le centre ou rhabdome, apparaît comme étant une substance homogène. La petitesse seule des éléments ne m'a pas permis d'étendre mes observations.

SYSTÈME MUSCULAIRE

La disposition des muscles du corps et des appendices de la *Tanais Oerstedii* est celle des muscles des crustacés Édriophthalmes, des Isopodes en particulier.

Dans chaque segment du thorax et de l'abdomen, on distingue une musculature ventrale et une musculature dorsale destinées spécialement aux mouvements des seg-

Digitized by Google

ments, du corps en général. A la face ventrale, il existe de chaque côté de la ligne médiane un gros faisceau de muscles longitudinaux s'insérant au bord antérieur et au bord postérieur de chaque segment. A la face dorsale on remarque la même disposition. Dans la tête, les muscles dorsaux longitudinaux existent aussi, mais les faisceaux musculaires ont plutôt une direction oblique, les insertions étant antérieurement très rapprochées de la ligne médiane.

Outre cette musculature dorsale et ventrale longitudinales, il existe dans chaque segment deux faisceaux de muscles qui s'insèrent chacun, d'une part près de la ligne médiane dorsale, d'autre part à la base des pattes thoraciques et abdominales.

Ces faisceaux musculaires dorso-ventraux servent essentiellement à faire mouvoir les appendices du corps. Dans la tête, les muscles dorso-ventraux sont beaucoup plus puissants qu'ils ne le sont dans le reste du corps ; les plus antérieurs servent à faire mouvoir les parties buccales; les postérieurs, la première paire de pattes. Je mentionnerai encore, comme faisant partie de la musculature de la tête, deux longs muscles obliques qui servent à faire mouvoir les antennes supérieures, s'insérant à la base de celles-ci et de chaque côté vers le milieu des faces latérales de la tête.

Je ne veux pas m'arrêter à faire la description spéciale des muscles des appendices. Les muscles extenseurs et fléchisseurs, comme le montre les fig. 5, 6, Pl. X, sont surtout puissants dans les articles de la première paire de pattes ; les appendices abdominaux n'ont des muscles que dans leurs articles basilaires.

Soit dit encore en passant, les muscles de la Tanaïs, surtout ceux du corps, présentent une striation superbe dont je ne connais pas de plus bel exemple pour les crustacés, voir même pour les muscles des antennes transfor-

Digitized by Google

mées en organes préhensibles chez certains Copépodes mâles. Disques épais et disques clairs sont d'une netteté parfaite sur des muscles d'exemplaires qui ont été traités par du carmin acétique.

CORPS GRAISSEUX

Le corps graisseux entoure complètement le tube intestinal du côté ventral, comme du côté dorsal. Du côté ventral, il entoure aussi la chaîne ganglionnaire ventrale et représente ce que j'ai nommé, en décrivant cette chaîne, le névrilème externe. Du côté dorsal, il se prolonge devenant de plus en plus lâche, autour du péricarde, maintenant celui-ci, et par conséquent le cœur, en position. Ce sont également des prolongements de ce tissu connectif graisseux qui retiennent dans leurs positions testicules et ovaires, canaux billaires et glandes thoraciques.

C'est surtout dans l'abdomen que ce tissu est le plus abondant; il y forme deux grosses masses volumineuses de chaque côté de l'intestin, jusqu'au rectum. Dans le thorax, ce tissu s'arrête aux muscles dorso-ventraux qui font mouvoir les pattes.

Le corps graisseux est un vrai tissu connectif dans les cellules duquel il s'est déposé de la graisse; sa structure histologique est partout la même. Il est essentiellement constitué de cellules avec prolongements tantôt épais, tantôt très fins, qui s'anastomosent les uns avec les autres, de telle sorte que ces cellules anastomosées forment un tissu à mailles de grandeurs différentes. Les cellules ont un protoplasma granuleux qui renferme un noyau *n* et des petits globules de nature graisseuse *g* (Pl. XI, fig. 33). C'est entre les mailles de ce tissu que circule une grande partie du liquide sanguin qui revient au cœur; il est donc

Digitized by Google

baigné par ce liquide. C'est pour cela que le corps graisseux ne joue pas seulement le rôle d'un tissu de soutien pour les organes intérieurs, mais qu'il remplit, comme nous allons le voir tout à l'heure, d'autres fonctions importantes.

En examinant le corps graisseux chez des Tanaïs d'âge et de sexe différent, voici ce que j'ai constaté : 1° Que ce tissu est plus abondant chez les jeunes individus que chez les individus adultes. 2° Que chez les femelles adultes et chez les mâles, qui, soit dit en passant, ne prennent pas de nourriture à cet âge, les cellules de ce tissu renferment beaucoup moins de graisse et que celle-ci finit même par disparaître tout à fait chez les vieux exemplaires.

De ces deux observations il ressort que le corps graisseux doit jouer un rôle important dans les fonctions de nutrition de l'animal, et pour la croissance et le développement du corps et des organes.

Gerstæcker a déjà dit avec raison « er dient dazu die durch die Magenwandungen aùsgeschiedenen und in den Kōrper übergeführten Nahrungsstoffe in sich aufzunehmen. » En effet, c'est par les matières assimilées par le corps graisseux, que la vie des mâles qui ne prennent pas de nourriture à l'âge adulte, leurs parties buccales étant atrophiées, est encore entretenue pendant un certain temps, sans qu'il y ait introduction nouvelle de matières alimentaires. Les matières nutritives, qui étaient en réserve dans le corps graisseux du jeune animal, sont enlevées peu à peu par le sang qui circule toujours; cette graisse est si bien enlevée, que dans le corps graisseux de vieux mâles ou de vieilles femelles, on a de la peine à constater encore dans quelques cellules des globules graisseux.

Ainsi donc le corps graisseux sera soumis à des oscillations suivant la quantité des matières nutritives absorbées par l'animal.

Digitized by Google

C'est du reste ce que WEISMANN (31) a exprimé avant moi, en étudiant le corps graisseux de la *Leptodera hyalina;* il constate que, chez des individus affamés, les cellules du corps graisseux ne renferment pas de graisse, mais que celle-ci réapparaît sitôt que l'animal recommence à manger.

Le rôle actif que joue le corps graisseux est donc de contribuer, par l'intermédiaire du liquide sanguin, à la croissance de l'animal, au développement complet de ses organes; en outre, de maintenir à lui seul, pendant un certain temps, la vie des mâles adultes. Mais ce ne sont pas là les seules fonctions du corps graisseux, il est aussi, comme nous le verrons plus loin, le siège d'une sécrétion urinaire; s'il livre au liquide des matières nutritives, il enlève à celui-ci, en échange, des éléments nuisibles pour l'organisme.

APPAREIL RESPIRATOIRE

La respiration a essentiellement son siège chez les Tanaïs, comme chez les crustacés supérieurs, dans la partie antérieure du corps, dans le céphalothorax.

En observant une *Tanaïs Oerstedii* avec un faible grossissement, on distingue déjà des deux côtés du céphalothorax, deux petites cavités allongées (Pl. XI, fig. 34, *c*) étroites, limitées latéralement par les téguments. Chacune de ces cavités communique avec le milieu ambiant par deux orifices dont l'existence avait été déjà constatée par F. MÜLLER (23, p. 2), mais dont la position exacte n'a été établie que dernièrement par IVES DELAGE (10, p. 134). Un de ces orifices, l'orifice postérieur *s*, dont la présence peut facilement être constatée, est situé dans l'angle arrondi formé par les bords latéral et postérieur du cépha-

Digitized by Google

lothorax et à sa face dorsale; l'orifice antérieur *e*, plus difficile à voir, est situé du côté ventral et débouche vers le milieu du bord latéral de la tête. Dans chacune de ces deux cavités *c*, ou cavités respiratoires, peut circuler un courant d'eau entretenu par les mouvements de va et vient de deux appendices.

La direction du courant est rendue évidente si tôt que l'on place, comme le conseille DELAGE, de la poudre de carmin ou d'indigo au bord de la lamelle recouvrante, sous laquelle l'animal n'est pas trop pressé; on voit alors les particules de carmin se précipiter vers l'orifice postérieur de chacune des cavités, être entraînées dans celles-ci par le mouvement des appendices, puis en ressortir par l'orifice antérieur. Dans chaque cavité il y a un courant qui se fait d'arrière en avant; du reste, ce courant a la même direction dans les cavités respiratoires des crustacés supérieurs.

Quant aux deux appendices qui se meuvent dans chaque cavité respiratoire, ce ne sont pas les mêmes que ceux des crustacés supérieurs Décapodes. Les deux appendices avaient été déjà entrevus par F. MÜLLER (25, p. 11) qui les considéra comme dépendant tous deux des mâchoires. Quelques années plus tard, DOHRN (11, p. 139), dans ses études embryologiques, prouva que MÜLLER était dans l'erreur et, en décrivant exactement les parties buccales des Tanaïdes, montra le premier que l'un de ces deux appendices (fig. 34, *l*, *b*) ou l'appendice branchial de MÜLLER, n'avait rien à faire avec les parties buccales. SPENCE BATE (1, p. 120), dans ses glanures carcinologiques, prétend au contraire que cet appendice branchial dépend de la première paire de pattes. DELAGE réfute avec raison (10, p. 137) cette dernière assertion et montre qu'il n'existe aucune liaison entre cet appendice et les pattes de la première paire. Enfin BOAS (6, p. 549) est

Digitized by Google

de l'avis de SPENCER BATE, et dit qu'il appartient chez son proche voisin l'*Apseudes*, comme chez les autres Tanaïdes, à la première paire de pattes. Une étude soignée des parties buccales et de cet appendice branchial était donc nécessaire, et je suis heureux d'être arrivé aux mêmes résultats que DOHRN. En séparant avec soin les parties buccales et le cadre buccal en entier du reste de la tête, on se persuade immédiatement que l'appendice branchial (Pl. XII, fig. 40, *a*, *p*, *b*) n'a aucune connivence avec les pattes mâchoires, encore moins avec les pattes thoraciques. La fig. 40, qui représente les parties buccales et l'appendice branchial *a*, *p*, *b*, tels que je les ai obtenus maintes fois en disséquant, montre bien que ce dernier est situé derrière les pattes mâchoires.

Comme le remarque DOHRN, chez l'embryon chaque appendice a sa musculature à lui : deux petits muscles (fig. 40, *m*) qui le font mouvoir. La partie antérieure de l'appendice est épaisse, forte, d'abord horizontale, elle se recourbe au niveau de la cavité branchiale pour y entrer par son angle antérieur interne. L'appendice est un peu plus long que la cavité respiratoire, et il se termine sous la forme d'un flagellum à extrémité poilue qui, quelquefois fait saillie au dehors de la cavité. Suivant DELAGE, cette extrémité poilue de l'appendice pourrait obstruer complètement l'orifice d'entrée de la cavité ; je le crois aussi ; en tout cas, si cet orifice n'est pas complètement obstrué, il peut l'être en grande partie et ainsi est empêchée l'introduction, dans les cavités respiratoires, de corps étrangers trop gros. Deux muscles font mouvoir chaque appendice dans la cavité de haut en bas, en lui faisant faire des mouvements de latéralité.

Le second appendice, plus petit que l'appendice branchial que je viens de décrire, dépend alors, lui, de chaque mâchoire de la première paire. C'est un fouet accessoire

Digitized by Google

(Pl. XI, fig. 34. Pl. XII, fig. 40, *f*, *b*) qui entre dans la cavité respiratoire au-dessus et en avant de l'appendice branchial; son extrémité est bifide. Les mouvements de ce fouet seront naturellement indépendants des mouvements de l'appendice branchial. Je reviendrai du reste sur ce fouet accessoire en décrivant les parties buccales.

C'est DELAGE, qui donne le premier quelques détails sur la structure de ces cavités respiratoires, mais ses observations ne concordent pas complètement avec les miennes. Comme le dit fort bien cet auteur, ce qui remplit chez la Tanaïs les fonctions de branchie, rappelle en effet le telson des Cymothodiens, formé d'une lame chitineuse épaisse, doublée d'une membrane mince; mais il fait erreur, quand il ajoute que cette membrane mince est réunie à la carapace par de petits amas de substance compacte, arrondis, très régulièrement disposés en quinconce, séparés par des espaces vides à peu près égaux à leur diamètre. La fig. 34 représente la partie postérieure du céphalothorax d'un mâle; au-dessous de la chitine tégumentaire épaisse de la tête *c* (fig, 36), on a comme partout l'hypoderme ou matrice, reconnaissable à ses petits noyaux *hy*; puis suit une couche cellulaire épaisse qui semble être limitée par une cuticule très fine. C'est cette couche cellulaire qui tapisse intérieurement les cavités respiratoires, elle en forme non seulement les parois, mais elle s'étend aussi de chaque côté des cavités, du côté dorsal de la tête. Vues de face, les cellules de cette membrane épaisse sont rondes, ovales (fig. 35); leur protoplasma est granuleux et renferme un beau gros noyau ovale *n*. Cellules et noyaux ne sont pas partout de la même grandeur, les cellules les plus grosses sont celles qui forment la paroi la plus interne des cavités. Ce sont les noyaux de ces cellules qui, vus à l'état frais, ont l'aspect des amas de substance compacte décrits par DELAGE et les espaces vides qu'il observe ne sont pas autre

Digitized by Google

chose que les cellules elles-mêmes. Vus de face ou vus de profil, fig. 36, ces éléments cellulaires ne se touchent pas, il existe entre eux des interstices canaliformes, dans lesquels circulent des corpuscules du liquide sanguin, *c s*, fig. 35.

Connaissant la structure des différentes parties qui composent l'appareil respiratoire de la *Tanaïs Oesterdii*, il sera facile de se représenter comment s'opère cette *respiration branchiale*. L'eau, qui est amenée dans les cavités respiratoires par le mouvement continu des appendices branchiaux, circule dans l'intérieur des cavités, les baigne et apporte avec elle l'oxygène nécessaire à la transformation du liquide sanguin essentiellement veineux, qui revient de la tête pour pénétrer de nouveau dans le cœur. Cet oxygène se fixe dans les grosses cellules qui forment essentiellement les parois des cavités, et le liquide sanguin qui circule entre ces cellules avant de rentrer au cœur, y subira les transformations nécessaires.

Ce mode de respiration de la Tanaïs est donc tout à fait semblable à celui des crustacés Décapodes et de leur larve Zoeä, car chez les Décapodes et en particulier chez les Brachyures, nous avons toujours une cavité branchiale avec branchies, un organe accessoire, un flagellum sert à faire circuler l'eau, qui entre dans cette cavité, comme chez la Tanaïs, par un orifice postérieur et ressort par un orifice antérieur.

Mais est-ce là le seul mode de respirer qui existe pour les Tanaïs? F. Müller (25, p. 10-11) et après lui Delage, ont soutenu que la respiration ne s'effectuait exclusivement que par les cavités branchiales dans le céphalothorax, et que les appendices abdominaux ne prenaient aucune part à cet acte physiologique, le premier de ces auteurs n'ayant jamais observé de corpuscules sanguins dans les pattes abdominales, le second en ayant observé

Digitized by Google

quelquefois, mais ne les ayant jamais vu circuler dans les appendices.

Quant à moi, j'ai généralement trouvé des corpuscules sanguins dans les pattes abdominales des Tanaïs. Quelquefois ils étaient en grand nombre, d'autrefois très rares; tantôt ces corpuscules n'étaient qu'à la base des lamelles des appendices, tantôt il y en avait aussi jusqu'à leurs extrémités, mais jamais je n'ai pu observer une circulation quelconque de ces corpuscules, dans les appendices branchiaux.

Ce sont là des observations que j'ai faites sur des animaux vivants, mais qui étaient plus ou moins comprimés, car sitôt qu'ils ne le sont plus, elles deviennent impossibles, l'animal battant rapidement l'eau de ses pattes abdominales. Puisqu'il y a des corpuscules sanguins qui pénètrent jusqu'aux extrémités des lamelles, j'admets que c'est précisément le mouvement des appendices qui forcent les corpuscules de circuler, d'y entrer et d'en sortir, de s'y transformer physiologiquement parlant, les téguments étant très minces.

Encore un autre fait qui prouvera que mon opinion, quoique étant contraire à celle des deux auteurs cités, mérite non seulement d'être prise en considération, mais doit être acceptée comme étant la vraie. Il arrive quelquefois que des Tanaïs sont amenées accidentellement à la surface de l'eau, qu'elles y restent pendant plusieurs heures sans pouvoir parvenir à regagner le fond. Toute la face dorsale de l'animal est alors exposée à l'air ambiant, tandis que la face ventrale est seule en contact avec l'eau; observé avec une forte loupe, on voit que l'animal bat rapidement l'eau de ses pattes abdominales, tandis que les appendices branchiaux ne font que des mouvements très lents ou sont immobiles. L'animal doit donc pouvoir respirer, pendant tout le temps qu'il

Digitized by Google

est à la surface de l'eau, ailleurs que par les cavités respiratoires; il ressort des deux faits précédents, que le siège de cette respiration est bien dans les appendices abdominaux. Si nous avons donc pour les Tanaïs un mode de respiration pareil à celui des Décapodes, il en existe aussi un pareil à celui des Isopodes, c'est-à-dire une *respiration abdominale.*

APPAREIL CIRCULATOIRE

C'est Fritz Müller (24, p. 2) qui, le premier, a décrit très brièvement le cœur des Tanaïs en disant: « Das Herz erstreckt sich durch die ganze Länge der Brust bis in den ersten vom Panzer bedeckten Ring; seitliche Spalten zum Eintritte des Blutes sah ich im 2ten, 3ten und 4ten Ringe; die beiden Spalten desselben Ringes liegen einander nicht genau gegenüber. » Ives Delage (10, p. 134-145), dans son étude sur l'appareil circulatoire des crustacés Édriopthalmes, décrit aussi cet appareil chez la *Tanais Savignii* et à l'aide d'injections faites dans le cœur de ces petits animaux, fait voir les vaisseaux qui en partent. J'ai préféré étudier cet appareil sur des animaux vivants rendus transparents par l'abstinence prolongée; cependant des exemplaires teints par du carmin boracique m'ont été très utiles pour l'étude histologique du cœur et de ses annexes.

Chez la *Tanais Oerstedii,* le cœur s'étend dans le dos, du dernier anneau thoracique jusqu'au bord postérieur du céphalothorax. C'est un gros tube occupant exactement la ligne médiane dorsale au-dessus de l'intestin; il conserve partout le même calibre, 0,018 mm; sauf aux deux extrémités postérieure et antérieure, où il se termine brusquement en biseau, et se prolonge insensiblement en diminuant de volume en artère céphalique.

Digitized by Google

La paroi du cœur est très mince; elle est formée de deux membranes (Pl. XI, fig. 37); une membrane externe connective *a*, dans laquelle on ne voit que les noyaux des cellules qui la forment; cette membrane se relève en quelques points, surtout autour des ostioles sous la forme de prolongements qui maintiennent le cœur dans sa position, en s'attachant au péricarde. Au-dessous de cette membrane externe suit une couche musculaire *b*, dont l'existence est facile à constater sur l'animal vivant; elle est formée par de minces rubans musculaires annulaires non striés et qui entourent le cœur comme des cerceaux. Quelques-uns de ces rubans n'entourent pas complètement le cœur et se terminent en s'amincissant, sans s'anastomoser avec d'autres.

Claus (7, p. 38-39), qui a étudié à fond la structure histologique du cœur des Phronimides, attribue à chacun de ces rubans la valeur d'une cellule musculaire. Une membrane très fine sans structure, l'endocarde, tapisse l'intérieur du cœur.

Le cœur de la *Tanais Oerstedii*, comme celui de la *Tanais Savignii* ne possède que deux paires d'ostioles, tandis que Müller en compte trois pour la *Tanais dubius*? et Delage seulement une paire, pour le cœur de la *Tanais vittatus*. Les deux paires d'ostioles ou ouvertures cardio-péricardiques, percées dans les parois latérales du cœur, sont situées dans les portions de celui-ci, comprises dans les deuxième et troisième segments thoraciques libres (fig. 37, *o*; fig. 38). Les ostioles d'une même paire ne sont pas placées vis-à-vis l'une de l'autre, celle du côté gauche est un peu plus au-dessous que celle du côté droit. Une ostiole vue de face a tout à fait la forme d'un stomate d'une feuille, c'est-à-dire d'un bourrelet ovale fendu suivant son grand axe; vus en coupe optique, les bords internes de la fente se replient à l'intérieur du cœur pour

Digitized by Google

former deux lames fines, avec lesquelles se continuent les parois décrites plus haut.

Le cœur est contenu dans une enveloppe tout à fait externe, le péricarde (fig. 38, *p.*), qui n'adhère à lui que par les prolongements de sa membrane connective. Ce péricarde est très mince, formé de substance connective dépendant du corps graisseux qui l'entoure et qui, tout en séparant le cœur des organes voisins, le maintient en place; il est continu autour du cœur, sauf au niveau des deux paires d'ostioles et à la naissance des artères. Dans les parties antérieure et moyenne du cœur, le péricarde a à peu près le $^1/_3$ de la largeur des segments; vers sa partie postérieure, il se retrécit et se termine en pointe avec le cœur; nulle part il n'est aussi large que le corps, comme le dit DELAGE.

Outre les deux paires d'orifices cardiopéricardiques, le cœur possède encore d'autres ouvertures. Suivant DELAGE il en existerait trois, l'une antérieure faisant communiquer le cœur avec l'artère céphalique (fig. 38, *a. c.*), et deux autres postérieures conduisant dans les deux artères abdominales (fig. 38, *a. b.*).

Je constate en effet l'existence de ces trois orifices; mais j'en observe encore deux autres placés vis-à-vis l'un de l'autre, au-dessous des deux ostioles de la seconde paire conduisant chacun dans une grosse artère thoracique (fig. 38, *a. t.*) et que ne mentionne pas DELAGE.

Cinq artères partent donc du cœur et c'est leur description que je fais suivre. J'ai déjà dit que le cœur dans sa partie antérieure se continuait tout en diminuant de calibre en une artère céphalique, *a. c.* A la naissance de cette artère, les parois du cœur forment deux valves intérieures qui, en se rapprochant ou en s'écartant, empêchent le liquide sanguin, poussé par le cœur, de retourner en arrière ou de s'écouler; de pareilles valvules existent aussi

Digitized by Google

à la naissance des artères abdominales, elles semblent faire défaut aux artères thoraciques.

L'artère céphalique (fig. 38, *a. c.*) s'avance, en gardant le même calibre jusque vers le milieu de la tête chez la femelle, vers le tiers de celle-ci chez le mâle; là elle s'étrangle subitement pour se dilater ensuite en ampoule. De cette dilatation ampouliforme, partent trois petites artères secondaires; deux artères latérales qui se dirigent comme le montre la fig. 38 en se recourbant en arrière vers les cavités respiratoires, une artère médiane qui peut être considérée comme la continuation immédiate de l'artère céphalique, et qui s'avance jusqu'à la base des antennes supérieures. Ce sont là les seules artères secondaires que je puisse décrire; quant aux trois paires de petites artères qui sortiraient, suivant DELAGE, du tronc artériel céphalique primitif et qui se termineraient au-dessus des cavités respiratoires, je ne les ai jamais vues, soit sur le vivant, soit sur des préparations. Il en est de même pour l'anneau vasculaire que décrit cet auteur qui, en entourant l'œsophage, alimenterait les parties buccales.

De l'extrémité postérieure du cœur partent deux artères abdominales (fig. 38, *a. b.*), à leur origine elles forment une figure en Y, et en s'écartant l'une de l'autre, chacune se dirige dans les parties latérales des segments abdominaux pour se perdre dans la lamelle caudale. Suivant DELAGE, chacune de ces artères donnerait naissance à cinq petits troncs artériels latéraux qui pénétreraient dans les cinq segments thoraciques; au lieu de cinq, je n'en observe qu'un qui, comme on peut le voir sur la fig. 38, prend naissance de l'artère principale, dans le premier segment abdominal, et se perd dans le second segment.

Si je n'ai pu décrire toutes les artères secondaires, soit de l'artère céphalique, soit des artères abdominales que

Digitized by Google

figure DELAGE, je puis décrire deux troncs artériels plus importants, d'aussi gros calibre que l'artère céphalique et que cet auteur ne signale pas. Ces deux troncs artériels que je nommerai *artères thoraciques* (fig. 38, *a. t.*), sortent toutes les deux, vis-à-vis l'un de l'autre, de la partie ventrale du cœur, au-dessous des deux ostioles situées dans le deuxième segment thoracique libre. Elles s'écartent du cœur dès leur origine et gardant une position ventrale, s'avancent jusque près du bord postérieur du céphalothorax, pour se perdre au-dessus des insertions des deux grosses pattes thoraciques de la première paire ; je suppose, puisque je ne peux pas les suivre plus loin, qu'elles pénètrent dans celles-ci.

Avant de passer à l'étude de la circulation, je dirai quelques mots sur la structure histologique des aortes et du liquide sanguin.

Les parois des aortes ne sont plus celles que j'ai décrites pour le cœur ; la couche musculaire a disparu et la couche externe connective avec ses noyaux seule existe. Le liquide sanguin, nommé quelquefois liquide lymphatique, est formé d'un élément liquide incolore dans lequel nagent des éléments cellulaires également incolores. Ces éléments cellulaires (fig. 39) sont de formes différentes, tantôt ils sont ronds de 0,006 mm. de diamètre, ou ovales, ou encore fusiformes avec des prolongements amoeboïdes ; leur protoplasma est granuleux et contient un noyau rond réfringent.

Comment s'opère la circulation ? Le sang contenu dans le cœur, on verra tout à l'heure comment il y parvient, est chassé par la contraction de celui-ci, en même temps dans l'artère céphalique et dans les artères thoraciques et abdominales, car les valvules, qui sont à la base des artères, sont forcées de s'ouvrir par suite de la pression qu'exerce le liquide sur elles.

Digitized by Google

Le liquide sanguin, chassé dans l'artère céphalique, s'écoule en partie déjà au-dessous des deux cavités respiratoires, (fig. 38); mais une autre partie continue son trajet et s'écoule dans la partie antérieure de la tête où se termine l'artère céphalique, là, pénètre dans les parties buccales en baignant le cerveau et dans les antennes en suivant leurs côtés internes. Le liquide sanguin chassé dans les artères aortiques, s'écoule dans les deux pattes de la première paire, en suivant également leurs bords internes. Enfin les artères abdominales amènent le liquide sanguin dans la partie de l'abdomen par les deux artères secondaires et dans la partie postérieure du corps, où les deux artères abdominales se terminent. La quantité de liquide sanguin, chassée par la sistole dans les artères, est plus considérable dans les artères antérieures que dans les artères postérieures; cela va de soi, puisque l'appareil respiratoire est situé dans la partie antérieure du corps de l'animal.

Le liquide sanguin chassé dans la tête, revient des antennes en suivant leurs bords externes, puis se mélangeant à celui qui provient du cerveau et des artères secondaires, circule lentement entre les grosses cellules de la paroi des cavités respiratoires; là, il se transforme, devient artériel de veineux qu'il était, puis est amené par les mouvements successifs de contraction et de dilatation du cœur, dans le péricarde qui n'est pas complètement fermé à son extrémité antérieure. Lorsque le cœur se contracte il se produit un vide interne, le liquide sanguin contenu entre le cœur et le péricarde presse les valves des ostioles qui s'ouvrent sans difficulté, et une nouvelle quantité de liquide sanguin pénètre dans le cœur. Mais ce n'est qu'une petite partie du liquide sanguin qui suit ce trajet, car celui qui a pénétré dans les parties buccales, dans les pattes thoraciques de la première paire, ne revient au

Digitized by Google

cœur qu'indirectement, après s'être jeté dans un sinus ventral situé à la face ventrale du corps. Une partie du liquide sanguin contenu dans ce sinus, circule dans les pattes thoraciques, puis en revient pour se mêler à une masse plus considérable de liquide qui, sans y avoir pénétré, rentre au cœur en suivant les bords postérieurs des segments. Le liquide sanguin chassé par les artères abdominales, pénètre dans les segments abdominaux, dans leurs appendices et dans la lamelle caudale, puis revient se jeter dans le cœur en suivant aussi les bords postérieurs des segments.

L'existence d'artères abdominales avec artères secondaires, la quantité relativement peu considérable de liquide sanguin, qui circule entre les cellules de la paroi des cavités respiratoires et qui revient au cœur avec des propriétés artérielles, voilà deux faits, qui me forcent à admettre que le liquide sanguin, qui revient des appendices abdominaux, a acquis lui aussi des propriétés du sang artériel.

Par sa position dans le thorax, le cœur des Tanaïdes est semblable à celui des Amphipodes qui est chez ces crustacés exclusivement contenu dans le thorax, tandis que celui des Isopodes est contenu en tout ou en grande partie dans l'abdomen. Je montrerai, dans les conclusions, quelle est la valeur que l'on peut attribuer à la position du cœur dans le thorax ou dans l'abdomen, pour placer les Tanaïdes chez les Amphipodes ou chez les Isopodes.

APPAREIL DIGESTIF

Sous ce titre général, je décrirai les pièces buccales, le tube intestinal et ses annexes.

Pièces buccales. Elles sont, à peu de chose près, les

Digitized by Google

mêmes que celles des Isopodes ou des Amphipodes. C'est Kröyer (15, p. 183), qui le premier a essayé de séparer les pièces buccales des différentes espèces de Tanaïs ; mais, soit que la petitesse de ces appendices ait été pour ce savant une difficulté, soit qu'il voulût absolument qu'elles soient en tout point semblables à celles des crustacés Edriopthalmes, des Isopodes en particulier, Kröyer s'est égaré et a commis maintes erreurs que Dohrn a pu corriger, en étudiant le développement des pièces buccales des Tanaïdes. Comme ces appendices sont différents suivant les sexes, je décrirai ceux de la femelle, pour examiner ensuite quelles modifications importantes elles ont subies chez le mâle.

Les appendices les plus extérieurs et qui recouvrent tous les autres sont deux pieds mâchoires (Pl. XII, fig. 40. *p. m.*). Cette paire d'appendices est comme celle des crustacés Edriopthalmes, c'est-à-dire que l'on y distingue une partie basilaire volumineuse, à peu près quadrangulaire, de laquelle sortent deux appendices pédiformes, formés chacun de quatre articles à bords internes, garnis de soies et d'épines, tandis que les bords externes en sont presque dépourvus. Outre ces deux appendices pédiformes, il sort encore de l'article basilaire, deux paires d'appendices lamelleux plus courts et inégaux ; les deux internes, très courts, portent chacun une longue soie, les deux externes, plus longs, en portent plusieurs et atteignent le second article des appendices pédiformes. Au-dessous de cette paire de pieds mâchoires et un peu en dehors, suit la première paire de maxilles *m'*. Chaque maxille est formée de deux parties, l'une qui se dirige en avant, à bord extérieur convexe, à bord intérieur concave et dont l'extrémité est garnie de petites épines ; l'autre, plus grande est formée d'un seul article en forme de fouet, se terminant par un flagellum bifide, qui flotte dans la cavité respiratoire située

Digitized by Google

du même côté; c'est le *fouet branchial* (Pl. XI, fig. 34, *f. b.* Pl. XII, fig. 40, *f. b.*) qui sert à entretenir le courant d'eau dans la cavité.

Avant de passer à la description de la seconde paire des maxilles, je ferai une courte digression. Chaque maxille de cette première paire, se compose chez les Amphipodes de deux lamelles étroites, la plus extérieure, la plus grande portant en outre, chez les Gammarides, Caprellides, Hypérides, un petit palpe articulé; mais quelquefois, comme cela a lieu chez les Hypérides et Caprellides, la lamelle intérieure n'existe plus. Chez les Isopodes et chez les Orchestides, parmi les Amphipodes, il n'existe que deux appendices lamelleux ne portant aucun palpe. — Doit-on considérer, chez la *Tanais Oerstedii*, le fouet branchial de chaque maxille, comme étant l'analogue du palpe articulé de la maxille des Amphipodes, qui au lieu de se diriger au dehors, se dirigerait chez la Tanaïs au contraire en dedans, ou bien doit-on considérer ce fouet branchial, ainsi que le fait Boas (6, p. 509) comme étant l'analogue de la lamelle externe, qui aurait même subi dans le genre voisin, chez les *Apseudes*, une division, et serait articulée.

L'étude du développement des parties buccales, et particulièrement de cette paire de maxilles chez les Amphipodes, peut seule permettre de trancher sûrement la question; mais en attendant d'autres observations, je considère le fouet branchial comme étant l'analogue du palpe articulé que porte généralement la lamelle externe, et qui au lieu de se diriger en avant, se dirige en arrière. Il me semble plus logique de faire subsister la partie segmentée, c'est-à-dire le palpe, que de la faire disparaître et admettre pour la lamelle externe, non seulement un renversement complet, mais aussi une segmentation. Ainsi donc, la lamelle interne de chaque maxille aurait disparu chez les Tanaïdes comme chez les Caprellides, et il ne resterait plus que la lamelle externe portant un palpe ou un fouet branchial.

Digitized by Google

Les maxilles de la seconde paire sont rudimentaires; chaque maxille (Pl. XII, fig. 40 m^2) est soudée comme l'a reconnu DOHRN du côté interne aux maxilles de la première paire; ce sont de gros procès coniques, dénués de poils et d'épines et qui se dirigent en dedans et en arrière du cadre buccal.

C'est au-dessous des deux paires de maxilles qu'est placée la lèvre inférieure *l. i.*, large appendice lobulé, dont le bord antérieur divisé incomplètement en quatre lobes, est garni de poils très fins. Au devant de cette lèvre inférieure, n'en étant séparée que par l'ouverture buccale (fig. 41, *ob.*), se trouve la lèvre supérieure *l. s.* qui limite antérieurement le cadre buccal. Cette lèvre supérieure est petite, cordiforme; son extrémité rétrécie se continue directement avec le bord frontal inférieur du céphalothorax. Enfin de chaque côté de l'ouverture buccale, entre les deux lèvres s'articulent les deux mandibules (fig. 41, *m.*) Chaque mandibule se compose d'une forte partie basilaire se prolongeant en avant et intérieurement sous forme d'un procés triangulaire, procès masticateur, en arrière sous la forme d'un procès conique, le procès tranchant. Comme on l'observe généralement pour les mandibules des Edriopthalmes, le procès supérieur de la mandibule gauche diffère de celui de la mandibule droite, et au lieu d'avoir son bord interne simplement crénelé, il est encore divisé par un profond sillon en deux moitiés.

Les pièces buccales du mâle de la *Tanais Oerstedii* sont beaucoup plus simples. F. MÜLLER (24. p. 3) fait déjà remarquer dans la courte notice anatomique qu'il donne sur l'organisation de la *Tanais dubius?* que chez les mâles tous les appendices mobiles de la bouche, à l'exception des fouets branchiaux, ont disparu; cependant, il ne peut affirmer si la bouche est hermétiquement fermée à l'âge adulte, quoiqu'il trouve l'intestin de ces animaux toujours vide.

Digitized by Google

La figure 42 représente les pièces buccales d'un mâle adulte de la *Tanais Oerstedii;* la paire des pieds mâchoires est rudimentaire. *m. p.*, la plaque basilaire seule existe, les deux appendices pédiformes sont très courts et n'ont plus que deux articles, dépourvus d'épines et de soies; les prolongements lamelleux ont aussi disparu. Les maxilles de la première paire m^1, existent dans leurs parties essentielles, mais comme les pieds mâchoires, elles sont complètement dénuées de poils. Les maxilles de la seconde paire n'existent pas; il en est de même pour les deux mandibules; la lèvre supérieure seule existe, *l. s.* (fig. 42). L'atrophie des pièces buccales chez le mâle ne se fait que petit à petit, car tous les embryons que j'ai pu observer avaient les quatre mâchoires bien développées; les autres parties devaient l'être également, car Dohrn ne cite aucune différence existant dans la conformatiou des pièces buccales qu'il a étudiées chez des embryons de la *Tanais vittatus.* Le fait, que j'ai constamment trouvé l'intestin vide chez les mâles adultes, qu'à la fin de l'été ceux-ci avaient complètement disparu, tandis que les femelles étaient encore nombreuses, m'engage à admettre que le mâle, à l'âge adulte, ne prend pas de nourriture et que son ouverture buccale est fermée.

Tube intestinal. On divise ordinairement le tube intestinal des crustacés Edriopthalmes en œsophage, estomac masticateur suivi d'un estomac chylifère, et en un intestin proprement dit qui se termine par un rectum.

De l'ouverture buccale située à peu près vers le milieu de la tête, le tube intestinal, tout en s'évasant rapidement, monte vers la face dorsale de la tête en se dirigeant un peu en arrière; c'est l'œsophage (Pl. XII, fig. 43, *œ.*) qui a tout à fait la forme d'un entonnoir. L'estomac masticateur, la portion la plus compliquée du tube intestinal, fait suite à l'œsophage (fig, 43, *e. m*). Comme cela a lieu chez

Digitized by Google

la plupart des crustacés supérieurs, cet estomac masticateur présente une charpente cuticulaire, construite aux dépens de la cuticule, qui tapisse intérieurement tout le tube intestinal, et qui se prolonge à l'intérieur de l'estomac sous forme de dents et procès chitineux (fig. 43, *e. m*).

Cette charpente chitineuse est à l'entrée de l'estomac et forme avec les parois de celui-ci un vrai cadre. Les quatre arêtes du cadre sont quatre procès chitineux dont deux sont dorsaux (fig. 43, *p. d.*) et deux sont ventraux *p. v.*; ces deux derniers sont situés un peu plus près de la ligne médiane que les deux dorsaux, de sorte que le cadre n'a pas tous ses côtés égaux.

Les procès dorsal et ventral d'un même côté du cadre, sont reliés entre aux par une chitine qui est plus épaisse que celle qui relie les deux procès dorsaux ou les deux procès ventraux. Les extrémités postérieures des deux procès dorsaux sont reliées par un autre procès chitineux horizontal *ad.*; ce même procès n'est pas continu entre les extrémités des deux procès ventraux. Les deux parois latérales du cadre se prolongent à l'intérieur de l'estomac comme deux appendices bifurqués inégaux *p. d. l.*; l'un le plus court, reste dans la partie encadrée, l'autre plus grand, est rejeté en arrière; les extrémités de ces deux appendices sont garnis d'épines. Cet appareil déjà compliqué étant vu du côté dorsal, comme du reste il est représenté dans la figure 43, on remarque qu'au-dessus des appendices bifurqués, les parois latérales du cadre se prolongent pour former un demi-cercle chitineux sur le bord duquel sont implantées 8—10 longues dents à pointes libres, bifides *d.*

Dans la portion postérieure de l'estomac masticateur, qui est plus large que long, il existe à la face dorsale deux grosses plaques chitineuses faisant saillie dans l'intestin proprement dit, leurs bords internes convexes se recou-

Digitized by Google

vrent en partie; ces deux plaques se prolongent sous la forme de deux pédoncules fixés aux parois de l'estomac.

Les fonctions physiologiques de cet estomac masticateur compliqué n'ont pas été pour moi des plus faciles à comprendre, cependant je crois avoir réussi à saisir le jeu de ses différentes parties. Les aliments, tels que diatomées, algues, rotateurs infusoires, polypes, parviennent, après avoir été déchirés ou réduits en morceaux par les pièces buccales, dans l'œsophage puis dans l'estomac masticateur. Là, les aliments subissent un nouveau traitement, les différentes parties de l'appareil chitineux décrit, étant mises en mouvement. Le demi-cercle chitineux, garni de longues dents est mis en mouvement par deux muscles obliques qui s'insèrent d'une part, en arrière des maxilles, d'autre part aux deux extrémités du demi-cercle. Ces deux muscles, en se contractant forcent ce demi-cercle à avancer; ce mouvement de progression, combiné avec un mouvement de bascule, lui font quitter la position dorsale qu'il avait à l'état de repos et l'amène à prendre une position verticale dans l'estomac. Ce déplacement est accompagné d'un autre mouvement; aux deux extrémités antérieures des deux procès chitineux dorsaux, s'insèrent deux muscles obliques qui d'autre part prennent insertion près de la ligne médiane des téguments dorsaux de la tête. Ces deux muscles, en se contractant, rapprochent les deux arêtes dorsales, c'est-à-dire les parois latérales du cadre; leurs prolongements dentés bifurqués se rapprochent aussi tout en se portant un peu en avant.

Chez un animal vivant, qui n'est pas trop compressé, demi-cercle chitineux, procès bifurqués, sont en mouvement de va-et-vient continuel; le calibre de l'estomac est par là successivement retréci et augmenté, la fig. 43 le représente à l'état de repos, c'est-à-dire lorsque son calibre est le plus grand. Par ce rétrécissement, les aliments qui ont

Digitized by Google

passé de l'œsophage dans l'estomac, arrivent là en contact avec les divers procès chitineux, sont triturés et ce n'est que lorsqu'ils sont suffisamment broyés qu'ils passent plus loin. Ainsi donc, l'estomac remplit, suivant moi, deux fonctions, celle d'un réservoir et celle d'un appareil à broyer. Il est très probable que les mouvements de va-et-vient qui se font dans la portion antérieure de l'estomac fassent mouvoir l'une sur l'autre les deux plaques chitineuses situées dans la portion postérieure et qui, en se rapprochant, empêchent alors les aliments de passer trop vite et en trop grande quantité à la fois dans l'intestin proprement dit.

Cet estomac masticateur compliqué est celui de la femelle; chez le mâle il est beaucoup plus simple, c'est-à-dire, qu'il ne présente pas dans son intérieur d'appareil chitineux. C'est toute la portion du tube intestinal comprise entre l'estomac masticateur et le rectum que je désigne sous le nom d'intestin proprement dit. Il s'étend en droite ligne, ayant à peu près partout le tiers de la largeur des anneaux, du céphalotharax à la plaque caudale. Ne présentant plus de modifications semblables à celles que je viens de décrire, je ferai la description de ses parois, description que j'étendrai aussi à l'œsophage et à l'estomac masticateur.

La membrane la plus externe qui fait partie des parois du tube intestinal est une membrane conjonctive (Pl. XII, fig. 44 et 45, *m. c.*). Observée sur un intestin que l'on vient de séparer d'un exemplaire vivant, elle présente un contour externe sinueux, se relève en quelques points et se prolonge sous la forme de filaments qui la relient au corps graisseux avoisinant. Cette membrane est formée d'un protoplasma granuleux, renfermant des noyaux *n.* dispersés çà et là; c'est elle qui forme aussi l'enveloppe connective de l'estomac masticateur et de l'œsophage.

Digitized by Google

Au-dessous de cette membrane conjonctive suit une couche musculaire formée de muscles longitudinaux externes et de muscles annulaires internes (fig. 44 et 45, *c. m.*); quoique ces muscles soient des muscles de la vie organique, ils présentent une striation, qui n'est pas aussi belle que celle des muscles du thorax. Cette couche musculaire se continue dans les parois de l'estomac et de l'œsophage. C'est à cette couche musculaire que succède une troisième enveloppe, la plus importante de toutes.

Dans l'œsophage et dans l'estomac, cette enveloppe est un simple épithélium pavimenteux qui remplit, dans ces deux portions du tube intestinal, essentiellement le rôle de matrice pour la couche cuticulaire et peut acquérir dans l'estomac masticateur une grande épaisseur. Les cellules de cette troisième enveloppe changent au contraire d'aspect dans l'intestin proprement dit, et au lieu de former un simple épithélium pavimenteux, elles forment un épithélium très haut, surtout dans la portion antérieure de l'intestin.

Vues de face (fig. 46, *c. c.*) les cellules de cet épithélium se présentent comme autant de rectangles à contours ondulés; le noyau *n.* de chaque cellule est visible, si l'on abaisse un peu l'objectif du microscope; il est ovoïde, son contenu est granuleux; le protoplasma de la cellule l'est aussi surtout autour du noyau. Vues de profil, à l'état frais, ces cellules apparaissent comme de hauts rectangles (fig. 45). Les granulations du protoplasma de la cellule sont très abondantes autour du noyau de forme lentiforme. De cette masse granuleuse, condensée autour du noyau, partent des prolongements granuleux semblables aux prolongements amœboïdes d'Actinophrys ou de certaines amœbes; ces prolongements s'étalent, se ramifient près de la surface interne libre des cellules et ces ramifications, suivant toutes une même direction parallèle, serrées les unes contre les

Digitized by Google

autres, forment un plateau pareil à celui que l'on décrit généralement pour les cellules de la muqueuse des villosités de l'intestin. Ce plateau, qui a un peu moins du tiers de la cellule de la hauteur n'est pas simplement strié comme on pourrait tout d'abord le croire, car ces espèces de stries sont bien formées par des rangées parallèles de granulations tout à fait semblables à celles que l'on trouve autour du noyau des cellules. CLAUS (7, p. 30, 31) a déjà observé de pareilles cellules en étudiant l'intestin des Phronimides, et en notant ce fait, observé pour la première fois chez les Arthropodes, ne dit rien au sujet du plateau strié.

Ces cellules deviennent de plus en plus petites à mesure que l'on s'approche de la partie postérieure de l'intestin et elles reprennent, avant même d'arriver au rectum, le caractère de cellules pavimenteuses.

Entre les cellules de l'épithélium que je viens de décrire, il se trouve d'autres cellules beaucoup plus petites, plus rares et en forme de poire, l'extrémité rétrécie de ces cellules semble déboucher dans la membrane conjonctive et leur tout est rempli de granulations brillantes. Ces cellules offrent une grande ressemblance avec celles que LEYDIG (16, p. 310) trouve dans le canal intestinal des vertébrés et qu'il compare aux cellules muqueuses « Schleimzellen » que l'on observe dans la peau de la Paludine vivipare.

Sur une préparation fraîche ou sur un intestin qui a été légèrement bouilli dans de la potasse, on s'aperçoit que cette couche cellulaire de l'intestin est limitée intérieurement par une « intima » chitineuse (fig. 45, *i.*), très mince dans l'intestin proprement dit, mais qui, dans l'estomac masticateur et dans l'œsophage, est plus épaisse; c'est elle qui donne naissance aux cadres chitineux décrits dans l'estomac masticateur. Cette intima est continue dans tout le tube intestinal, quoique CLAUS observe qu'elle est, au

Digitized by Google

contraire, interrompue entre les cellules de l'intestin moyen des Phronimides.

Arrivé dans la lamelle caudale, l'intestin se rétrécit insensiblement jusqu'à l'anus qui est situé à l'extrémité postérieure de la lamelle, à sa face ventrale. C'est cette portion du tube intestinal que je désignerai comme étant le rectum (Pl. XI, fig. 32 *r*). L'ouverture anale, ovalaire peut être fermée complètement par trois petites lèvres chitineuses provenant des téguments de la lamelle caudale, une de ces lèvres est impaire, immobile, c'est la lèvre antérieure, les deux autres latérales plus grandes sont mobiles; deux muscles *m*, qui font mouvoir chacune d'elles, s'y insèrent d'une part et d'autre part aux téguments dorsaux de la lamelle caudale.

Les annexes de l'intestin sont deux tubes biliaires ou *tubes hépatopancréatiques*, il n'existe point de glandes salivaires et encore moins des appendices glandulaires au rectum qui ne sont pas rares chez les Amphipodes. Les deux tubes hépatopancréatiques sont situés de chaque côté de l'intestin et s'étendent de la partie postérieure du céphalothorax jusque dans le milieu de l'abdomen, où ils se terminent en culs de sac; ils débouchent au contraire dans l'intestin derrière l'estomac masticateur, à la face ventrale de l'intestin proprement dit.

De l'extérieur à l'intérieur, les parois d'un tube hépatopancréatique sont une tunique propre (fig. 47, *t. p.*), très fine, sans structure; au-dessous, une couche musculaire fort mince, dans laquelle sont disséminées sans arrangement quelconque des fibrilles musculaires annulaires qui, en se contractant, transforment le tube en un vrai chapelet. C'est au-dessous de cette musculature que suit une couche cellulaire formée de grosses cellules *c. c.*

A l'aide d'un peu d'acide acétique, on remarque dans chacune de ces cellules un noyau ovoïde *n.* contenant

Digitized by Google

des granules et un nucléole. Le protoplasma de la cellule est également granulé, surtout autour du noyau; mais en traitant un tube hépatopancréatique par l'acide osmique, d'autres détails se laissent observer. Comme WEBER (30, p. 325-387) l'a constaté pour la première fois chez différents crustacés, la couche cellulaire des tubes biliaires de la Tanaïs renferme deux sortes de cellules. Les unes, rondes, qui se noircissent rapidement par l'acide osmique, avec un contenu riche en granulations au travers desquelles on distingue un noyau plus clair ; les autres plus grosses, sont celles que je viens de décrire et sont les seules visibles sur une préparation à l'acide acétique.

WEBER nomme les premières cellules, qui se noircissent rapidement, *cellules à ferment*, il leur attribue la fonction de sécréter un ferment qui dissout la fibrine; le même auteur nomme les secondes cellules, *cellules hépatiques*, et attribue à ces cellules le rôle de sécréter la sécrétion biliaire.

Les cellules à ferment sont moins nombreuses que les autres et sont disséminées. Une fine membrane cuticulaire, une intima, tapisse intérieurement cette couche cellulaire. La lumière du tube varie suivant l'état de contraction dans lequel celui-ci se trouve.

Ce sont très probablement les mouvements de l'estomac masticateur qui sont l'agent provocateur pour l'écoulement de la secrétion biliaire.

Chez le mâle adulte dont l'intestin est toujours vide, les deux tubes hépatopancréatiques sont tout aussi développés que ceux de la femelle et les éléments cellulaires sont les mêmes.

SÉCRÉTION URINAIRE

Tandis que chez les Amphipodes on considère les glan-

Digitized by Google

des antennaires et les appendices du rectum comme étant le siège d'une sécrétion urinaire, il faut chercher ailleurs le siège de cette sécrétion chez les Isopodes qui ne possèdent pas de glandes antennaires et pas d'appendices au rectum.

C'est ZENKER (32, p. 107) qui chez l'*Asellus aquaticus* observe le premier des concrétions situées de chaque côté de l'intestin et admet l'existence d'un « nierenähnlichen Organ. » LEYDIG (18, p. 266) va plus loin dans ses études sur les Amphipodes et Isopodes et démontre que c'est le corps graisseux qui est le siège de cette sécrétion comme il l'est aussi chez les Insectes et Myriapodes. Enfin WEBER (29, p. 610) analyse les concrétions qu'il trouve répandues autour de l'intestin des Trichoniscides et Oniscides, il reconnaît avoir affaire à un composé urique et conclut, de même que LEYDIG, que le siège de la sécrétion urinaire est dans le corps graisseux.

C'est effectivement dans le tissu connectif graisseux qu'est le siège de la sécrétion urinaire des Tanaïdes.

Le produit de cette sécrétion sont des dépôts plus ou moins considérables qui sont répandus comme le montre la fig. 48, Pl. XII, le long de l'intestin surtout dans l'abdomen, dans la partie antérieure de la tête et dans les premiers articles des antennes. Ces dépôts sont jaunâtres, formés d'une masse agglomérée de petits corpuscules ronds, ou anguleux très brillants (fig. 48 *bis*).

Ces dépôts sont à n'en pas douter de nature urique, car je les ai trouvés insolubles dans les acides azotique, chlorhydrique et sulfurique; l'acide acétique, l'acide osmique, ainsi que le nitrate d'argent ne leur font éprouver aucun changement; ces dépôts restent les mêmes dans l'éther, dans l'alcool concentré, la potasse seule semble les attaquer un peu. En chauffant avec une goutte d'acide azotique l'abdomen d'une Tanaïs dans lequel ces concré-

Digitized by Google

tions sont les plus abondantes, j'ai toujours obtenu un résidu qui, soumis à une petite quantité d'ammoniaque, se colorait légèrement en rouge, coloration provoquée par la formation de murexide, se produisant toujours, si tôt qu'il existe quelque petite trace d'acide urique.

Puisque ces dépôts urinaires prennent naissance dans le corps graisseux, la quantité de ses dépôts varie; c'est ainsi qui'ils sont plus abondants dans l'abdomen que dans le thorax. D'un autre côté, j'observe, comme WEBER a eu l'occasion de le faire, que ces dépôts sont plus abondants chez de vieux exemplaires que chez des jeunes; qu'ils augmentent avec l'âge, tandis que le corps graisseux s'appauvrit et ne renferme presque plus de graisse. Ce seul fait appuie le rôle physiologique que je fais jouer au corps graisseux dans les fonctions de nutrition de l'animal; car la sécrétion urinaire étant plus abondante chez de vieux exemplaires, c'est un signe que la vie active est ralentie, que l'échange des matières utiles ou nuisibles à l'organisme, échange qui a lieu dans le corps graisseux, ne se fait plus dans les mêmes proportions nécessaires pour entretenir la vie de l'animal.

APPAREIL SEXUEL

Mes observations ne sont malheureusement pas si complètes pour cet appareil que pour ceux que je viens de décrire, n'ayant eu à ma disposition qu'un trop petit nombre de jeunes animaux.

Appareil sexuel mâle. Avant d'étudier la structure des organes génitaux mâles, je devais tout d'abord rechercher si, comme F. MÜLLER (24, p. 3) l'avait constaté pour la *Tanais dubius*? j'avais affaire à deux sortes de mâles, et

Digitized by Google

si ce sexe présentait un dimorphisme quelconque. Pendant toute la saison d'été, pendant laquelle je pêchais dans le golfe de Kiel la *Tanais Oerstedii*, je n'ai trouvé qu'une seule sorte de mâle, celle que j'ai décrite au début de ce travail; en existe-t-il une autre qui meurt plus vite? C'est ce que des recherches ultérieures prouveront.

L'appareil sexuel mâle se compose de deux testicules, d'une vésicule séminale et de deux appendices copulateurs externes.

Les testicules (Pl. XII, fig. 49, *t.*) sont deux gros tubes glandulaires, allongés, qui s'étendent du côté dorsal, de chaque côté du cœur, de la partie antérieure du quatrième segment thoracique libre à la partie postérieure du sixième segment thoracique. Dans ce segment, les deux testicules quittent la face dorsale pour se réunir, conservant toujours le même calibre, à la face ventrale en formant une grosse vésicule séminale de forme globuleuse, *v. s.*

Immédiatement au-dessous de cette vésicule, l'intégument se prolonge sous la forme de deux petits appendices copulateurs coniques externes *a. c.* qui se dirigent en arrière et en dehors.

Dans chaque appendice (fig. 50), une gouttière *g* est creusée dans la paroi du côté interne, cette gouttière débouche au dehors et en s'évasant un peu à l'extrémité de l'appendice *o.*; à la base de celui-ci la, gouttière passe du côté opposé et se continue sous la forme d'un fin et court canal déférent jusqu'à la vésicule séminale.

Quant à la structure histologique des testicules, elle est fort simple, une membrane adventive avec noyaux (fig. 51, *m. a.*) entoure chaque testicule extérieurement; cette membrane se continue à l'extrémité antérieure des testicules comme un mince ligament qui relie ceux-ci au tissu connectif graisseux; au-dessous de cette membrane adventive suit une tunique propre *t*, sans structure, puis au-dessous

Digitized by Google

l'épithélium glandulaire ou épithélium germinatif *é g*, dans lequel je n'ai jamais vu, ayant toujours eu affaire à des mâles adultes, que quelques noyaux, restes des cellules de l'épithélium qui ne se sont pas transformées en spermatozoïdes qui remplissent tout l'intérieur des testicules, Les spermatozoïdes observés dans la vésicule séminale sont de petites cellules 0,002 mm. de grosseur, en forme de poire (fig. 52), le noyau ressemblant à un ménisque est placé comme un capuchon, dans la partie évasée du spermatozoïde.

Appareil sexuel femelle. Cet appareil est encore plus simple que celui du mâle, il se compose de deux tubes, les ovaires, qui s'étendent, lorsque les œufs qu'ils contiennent sont déjà gros, du premier segment thoracique libre au cinquième segment thoracique, (fig. 53).

C'est près du bord postérieur de ce cinquième segment que se trouvent les deux ouvertures génitales, simples fentes du tégument *o g*, très rapprochées l'une de l'autre; suivant Müller (24, p. 3) l'ouverture génitale serait impaire pour la *Tanais dubius*? Il se peut que, lorsque les œufs sortent des ovaires pour entrer dans la poche incubatrice, ces deux fentes s'agrandissent considérablement et ne forment plus qu'un seul orifice.

C'est au niveau des deux orifices sexuels que partent des ovaires, deux courts oviductes qui y viennent déboucher en restant séparés.

La structure histologique des ovaires est la même que celle des testicules; l'enveloppe extérieure est une membrane adventive qui se prolonge en plusieurs points jusqu'au tissu connectif graisseux voisin; puis suit une membrane propre et un épithélium avec des noyaux des cellules folliculaires.

Il ne se développe dans chaque ovaire qu'un petit nombre d'œufs, 4, 5, au plus; ceux-ci ont un vitellus très

Digitized by Google

foncé dont la couleur s'aperçoit à l'œil nu à travers les téguments. Les œufs sont très probablement fécondés à leur entrée dans la poche incubatrice. Celle-ci est formée comme chez les Amphipodes par quatre paires de grosses lames presque quadrangulaires, qui sont des prolongements des téguments s'insérant par un petit pédoncule, en arrière et en dedans à l'article basilaire des 2, 3, 4 et 5mes paires de pattes thoraciques. Si la *Tanais Oerstedii* porte ses œufs dans une poche incubatrice, il n'en est pas ainsi pour une certaine espèce récoltée par les naturalistes du *Challenger* (28) qui portait ses œufs à la façon des Copépodes ou des Rotifères dans deux petits sacs suspendus à la base du cinquième article thoracique, où se trouvent les orifices sexuels.

BIOLOGIE

La découverte de la *Tanais Oerstedii* dans les eaux de Greifswald fait déjà présumer que ce petit crustacé préfère l'eau moins salée des côtes, à l'eau plus salée de la haute mer. Kröyer (15, p. 168) constate aussi ce fait pour la même Tanaïs. Je puis ajouter que la *Tanais Oerstedii* est un habitant de la faune des eaux saumâtres, car je l'ai trouvé à Neumühlen, près de Kiel, vivant à 1 mètre de profondeur en compagnie de la *Cordylophora lacustris* et du *Microdeutopus gryllotalpa*; jamais je ne l'ai trouvée ailleurs dans le golfe ou en dehors du golfe. Outre Greifswald et Kiel, cette même espèce a été trouvée par Lilljeborg (19, p. 17) dans le port de Landskrona et par Kröyer à Kallebod Strand. C'est donc un crustacé qui doit être considéré comme étant un habitant de la faune des mers septentrionales. Il n'est pas rare du tout, car à la fin de juin, j'en récoltais au moins une cinquantaine d'un

Digitized by Google

seul coup de filet donné le long des pilotis, sur lesquels étaient fixés les polypiers de la Cordylophore; vers la fin de septembre, j'en récoltai déjà beaucoup moins.

En décrivant les téguments, j'ai fait faire connaissance au lecteur avec trois paires de grosses glandes thoraciques, dont la sécrétion de nature colloïde se durcissant à l'air, servait à la *Tanais Oesterdii* pour se construire une retraite.

Je ne m'aperçus pas tout d'abord de ce fait intéressant, que ne mentionnaient nulle part les zoologistes qui avaient récolté cette espèce; ce n'est que quelques jours après avoir placé ma première récolte dans un aquarium, que mon attention fut éveillée par le fait que je ne trouvai plus que quelques Tanaïs errantes de la quantité dont j'avais pris soin. Je ne trouvai d'autre part, aucun cadavre d'animal mort; ils n'avaient pu être mangés, puisque j'avais eu soin d'enlever leurs ennemis, les *Mysis* et les *Microdeutopus*.

Toutes les Tanaïs placées quelques jours auparavant dans l'aquarium y étaient encore, mais cachées dans des retraites tubuleuses qu'elles s'étaient construites sur les parois du vase. La figure 55 représente une semblable retraite construite en 12 heures par six Tanaïs que j'avais isolées, dans un petit bocal, avec un peu de limon; quatre Tanaïs que j'avais placées dans un bocal ne contenant que de l'eau, se construisirent chacune une retraite en 3 heures, les retraites n'étaient faites que de substance colloïde opaque, et aucune ne correspondait avec une autre. Des expériences de ce genre répétées plusieurs fois m'engagent à croire que lorsque les Tanaïs ont des matières étrangères à leur disposition, les retraites qu'elles se construisent s'anastomosent entre elles, et que si ces matières font défaut, chaque animal se construit une retraite à lui, qui ne s'anastamose jamais avec d'autres.

Digitized by Google

J'ai fait observer, en décrivant la structure histologique des glandes, que le nombre d'éléments cellulaires en fonction étaient plus nombreux chez les femelles, portant des œufs ou embryons dans leurs poches incubatrices. Ce sont en effet de pareilles femelles que j'ai constamment trouvées cachées dans leurs retraites, tandis qu'au contraire, les mâles et les jeunes femelles errent souvent ici et là, les premiers très probablement à la recherche des femelles, les secondes à la recherche de nourriture; j'ai pu faire cette observation la nuit comme le jour. La construction de ces retraites est non seulement un moyen qu'emploient ces animaux pour se protéger, mais il joue son rôle dans la conservation de l'espèce.

Quelle est la durée de vie de la *Tanais Oerstedii?* Voilà une question à laquelle il est difficile de répondre exactement; cependant je puis y répondre d'une manière approximative si je tiens compte des deux faits: 1° de la diminution dans le nombre des Tanaïs récoltées en septembre, les mâles étant alors très rares. 2° que les exemplaires récoltés à cette époque étaient tous de vieux exemplaires, des femelles dont les poches incubatrices étaient tombées ou qui portaient encore des embryons, tandis que celles que je récoltais en juin avaient les œufs contenus dans les ovaires. Ces deux faits me permettent d'évaluer à au moins six mois la durée de la vie de la *Tanais Oerstedii,* et de pouvoir assurer que le mâle a une vie plus courte que la femelle.

La naissance de l'animal est reliée, comme celle de tous les Arthropodes, à des mues successives dont je n'ai pu déterminer le nombre; avec les vieux téguments sont rejetés aussi toutes les autres formations cuticulaires, telles que bâtonnets hyalins, vésicule auditive, l'organe du sixième sens, ainsi que les appendices copulateurs du mâle.

Digitized by Google

Les dépôts de sels calcaires qui se font dans la chitine tégumentaire sont rejetés avec celle-ci, quand ils n'amènent pas la mort lorsqu'ils sont trop abondants.

La *Tanais Oerstedii* marche ou nage en faisant de petits bonds, S. BATE et WESTWOOD (2, p. 128) disent même, en parlant de la *Tanais vittatus*, que cette espèce peut sauter à des distances considérables. Lorsqu'on agite avec violence l'eau de l'aquarium contenant des Tanaïs, on les voit sortir de leurs retraites et nager très vite; quelques-unes arrivent à la surface de l'eau et peuvent y rester plusieurs heures, continuant à vivre quoique leur corps soit exposé à l'air, elles se tordent d'un côté ou de l'autre cherchant à quitter la surface de l'eau pour redescendre au fond; le plus souvent elles y parviennent. Une Tanaïs isolée dans un petit aquarium et que j'avais fait parvenir à la surface de l'eau y resta pendant quatre heures, puis parvint à redescendre au fond du vase où elle commença immédiatement à se construire une retraite. Ce qui se passe pour ces animaux en captivité dans un aquarium dont on agite l'eau, peut fort bien se passer pour ceux qui sont en liberté. C'est ainsi qu'après une forte brise qui avait agité la mer pendant plusieurs heures, je trouvai une grande quantité de Tanaïs qui avaient été chassées de leurs retraites et qui se tordaient à la surface de l'eau.

CONCLUSIONS

S'il est une famille dans la classe des crustacés dont la position systématique ait été et soit encore fort discutée, c'est bien celle des Tanaïdes renfermant les genres *Tanais*, *Leptochelia*, *Apseudes*. Les anciens naturalistes rangèrent tout d'abord cette famille parmi les Amphipodes; MILNE

Digitized by Google

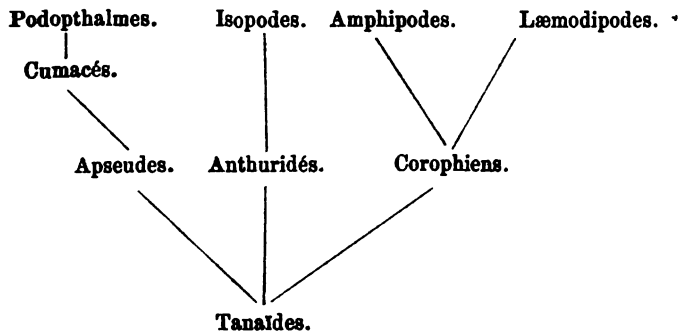
EDWARDS (22, t. 3) dans son histoire naturelle des Crustacés parue en 1834, sort cette famille des Amphipodes pour la placer parmi les Isopodes, divisant ces derniers en deux grands groupes, les Aselottes hétéropodes et les Aselottes homopodes; le premier renfermant entre autres les genres que je viens de nommer, dont la première paire de pattes thoraciques diffère des autres; le second renfermant les Isopodes aux pattes thoraciques semblables. Vingt-sept ans plus tard, VAN BENEDEN (4, p. 93) réclame pour le genre *Tanais* une place à côté des *Cuma* et des *Mysis* et s'exprime de la façon suivante à ce sujet : « Ces crustacés rappellent assez bien les Décapodes par la présence d'une carapace et la transformation de la première paire de pattes, mais ils portent comme les vrais Isopodes, sept paires de pattes véritables sur la nature desquelles il ne peut y avoir le moindre doute. »

FRITZ MÜLLER (24) est le premier qui donne quelques détails succincts sur l'organisation intérieure des Tanaïdes; c'est lui qui montre le premier que c'est dans le bouclier céphalique que la respiration a son siège, c'est pour cela que ce savant serait presque tenté de classer les Tanaïdes parmi les Décapodes, si l'examen d'embryons de la *Tanais dubius?* qu'il voit quittant leurs enveloppes avant que le septième segment thoracique et sa paire d'appendices aient été formés, ne l'engage à classer les Tanaïdes parmi les Isopodes; plus que cela, cet examen l'engage à considérer le genre Tanaïs comme étant la forme primitive des crustacés Isopodes, le « Urassel. » SP. BATE et WESTWOOD (2) rangent le genre *Tanais* parmi les Isopodes dans le groupe des « Aberantia » et dans l'ordre des Vagantia. GEGENBAUR (12, p. 329) tenant compte du mode de respiration, de la mobilité des yeux (?) fait des Tanaïs un groupe à part, qu'il place parmi les Podopthalmes, crustacés à yeux pédonculés, reconnaissant cependant que les animaux de

Digitized by Google

ce groupe intéressant présentent des liens de parenté avec les crustacés à yeux fixes, les Édriopthalmes.

DOHRN (11), qui étudie le développement des Tanaïs, fait voir que ce développement se rapproche surtout de celui des Isopodes, mais qu'il offre quelque analogie particulière dans le développement de l'appendice branchial, avec celui des Cumacés. DELAGE (10, p. 147-150), dans ses études sur l'appareil circulatoire des crustacés Édriopthalmes, met en regard les caractères qui relient les Tanaïdes aux Décapodes, aux Amphipodes et Isopodes, et propose, essayant ainsi de concilier les opinions, d'admettre les Tanaïdes comme étant une forme primitive, de laquelle se seraient développés les Podopthalmes, les Amphipodes et les Isopodes; voici du reste l'arbre généalogique qu'il conçoit :



GERSTÆCKER (13, p. 188), sans être plus autorisé que les naturalistes précédents, sort les Tanaïdes des Isopodes pour les ranger parmi les Amphipodes, tenant compte surtout de la position du cœur, et du fait que les membres abdominaux ne servent pas à la respiration. BOAS (6, p. 591) combat l'opinion de ce zoologiste et ne le trouve pas heureux lorsqu'il place les Tanaïdes parmi les

Digitized by Google

Amphipodes au lieu de les laisser dans les Isopodes. Enfin CLAUS (8, p 462) conserve les Tanaïdes parmi les Isopodes, où les avait placées MILNE EDWARDS.

Tenant compte des observations qui font l'objet de cette étude, peut-on maintenant considérer le groupe intéressant des Tanaïdes comme une forme souche des crustacés Malacostracés comme le propose, pour qui veut l'admettre, DELAGE? Je ne crois pas, car quoique les Tanaïdes présentent quelque ressemblance par le mode de respiration avec la forme larvaire Zoëa des crustacés supérieurs, leur organisation est trop complexe. Bien moins, considérerai-je les Tanaïdes comme étant des Décapodes, comme le voulait VAN BENEDEN et GEGENBAUR, car la forme générale du corps et des appendices, les yeux *immobiles* à cornée simple, leur développement, sont déjà autant de raisons pour pouvoir réfuter cette idée.

Les Tanaïdes sont-elles alors des Amphipodes ou des Isopodes, et si ce sont des Isopodes, quelle place occupent-elles parmi ces crustacés? Avant de répondre à ces deux questions, je passerai successivement en revue, tout en discutant leur valeur, quels sont les caractères des Tanaïdes qui sont communs à chacun de ces deux groupes de crustacés.

La *Tanais Oerstedii* se rapproche des Amphipodes essentiellement par la position du cœur situé dans le thorax, par la transformation de la première paire de pattes thoraciques en organe de préhension, puissants surtout chez le mâle. Ce sont là les seuls caractères communs; car le fait qu'invoque DELAGE dans le rapprochement qu'il fait lui aussi entre les Tanaïdes et les Amphipodes, que le cœur de ces crustacés ne donne généralement pas naissance à des artères latérales thoraciques comme cela a lieu chez les Isopodes, n'a plus de valeur, puisque j'ai démontré l'existence d'une paire de pareilles artères chez

Digitized by Google

la *Tanais Oerstedii*. Il en est de même pour le fait généralement admis, que les appendices abdominaux des Tanaïdes comme ceux des Amphipodes ne servent pas à la respiration, car j'ai suffisamment démontré qu'une partie de la respiration peut et doit dans certains cas s'effectuer par ces appendices.

Les caractères qui permettent de rapprocher les Tanaïdes des Isopodes sont plus nombreux. La forme générale du corps de ces crustacés est celle des Isopodes. Le corps est aplati ; les sixième et septième segments abdominaux sont, comme ceux des Isopodes, soudés ensemble et forment une lamelle caudale, tandis que chez les Amphipodes ces deux segments sont distincts l'un de l'autre. Le nombre des ganglions qui composent la chaîne ganglionnaire ventrale de la *Tanais Oerstedii* est le même chez certains Isopodes, tels que chez les Cymothoa, Ligidium ; chez les Amphipodes, le nombre des ganglions est moins considérable, les ganglions abdominaux étant réduits à quatre ou trois. Les cinq paires de pattes abdominales, sont comme celles des Ancées, toutes semblables entre elles ; puisqu'elles jouent un rôle dans l'acte de la respiration, elles ne sont pas les pattes biramées des Amphipodes. Dans ce groupe de crustacés, la sécrétion urinaire a son siège dans les glandes antennaires et dans les appendices glandulaires du rectum ; ces glandes font défaut chez les Tanaïdes comme chez les Isopodes, chez lesquels la sécrétion urinaire a son siège dans le corps graisseux. Enfin l'absence de la septième paire de pattes chez les embryons des Tanaïdes et des Isopodes est un caractère important qui distingue ces crustacés des Amphipodes, dont les embryons naissent avec le même nombre d'appendices qu'ils ont à l'âge adulte.

Ces différents caractères me semblent assez importants pour que l'on puisse ranger de nouveau et sans hésiter

Digitized by Google

les Tanaïdes parmi les Isopodes, dans le groupe des « Asellottes hétéropodes » fondé par MILNE EDWARDS.

Quant à devoir considérer la Tanaïs comme étant la forme ancestrale des Isopodes, il faut être plus prudent que MÜLLER, quoique, je l'avoue, certains rapprochements puissent être faits entre la forme larvaire Zoëa que parcourent la plupart des crustacés Décapodes, et la Tanaïs. Chez les deux formes, la respiration se fait dans des cavités branchiales placées sous un repli du céphalothorax; l'embryon de la Tanaïs lorsqu'il naît, rappelle cette forme larvaire par l'absence d'appendices abdominaux; Tanaïs et Zoëa ont en outre des yeux portés par de courts pédoncules et une vésicule auditive s'ouvrant à l'extérieur.

Je m'arrêterai là dans mes considérations, espérant avoir atteint le but que je me proposais, si je suis parvenu à intéresser et surtout à attirer l'attention des naturalistes sur un groupe de crustacés si intéressants.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BATE, Sp., Carcinological Glanings N° 4. The Annals and Magazin of Natural History. Vol. II, 4me s.
2. BATE a WESTWOOD, History of the British sessile-eyed Crustacea. 1861-1866.
3. BENEDEN, Ed. van, La tortue franche (Chelonia midas) de la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites. Bulletins de l'Acad. roy. des sc. 28me année, 2me série, t. VI, Bruxelles, 1859.
4. BENEDEN, Ed. van, Recherches sur les crustacés du littoral de Belgique. Mémoires de l'Acad. roy. des sc. de Belgique. 1869.
5. BLANC, Henri, Die Amphipoden der Kieler Bucht. Ce mémoire, accompagné de 5 pl. 4o, va paraître dans le vol. 47 des « Nova acta der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen deutschen Akademie der Naturforscher. »

Digitized by Google

6. Boas, Studien über die Verwandschaftbeziehungen der Malakostraken. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VIII, 1883.
7. Claus, C., Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien, t. II, 1879.
8. Claus, C., Traité de zoologie. Trad. française sur la 4me édition par Moquin Tandon. Paris, 1883.
9. Dana, J.-D., On the classification of the crustacea Choristopoda or Tetradecapoda. Silliman's american Journal of science. 2me série, XIV, 1852.
10. Delage, Yves, Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des crustacés Édriophtalmes marins. Archives de zoologie exp., 1881.
11. Dohrn, A., Zur Kentniss vom Bau und der Entwicklung von Tanais. Jenaische Zeitschr. f. Mediz. u. Naturwiss. V, 1870.
12. Gegenbaur, C., Manuel d'anatomie comparée, traduit par C. Vogt, 1874.
13. Gerstæcker, A., Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 5. Bd., II. Abtheilung. Arthropoda, 1883.
14. Hœk, P.-P.-C., Carcinologisches, etc. Tijdschrift d. Nederland. Dierkund. Vereeniging, IV, 1879.
15. Kröyer, H., Nye Arten af Slaegten Tanais. Naturhistorisk Tidsskrift. 5 Bind, 1842-43.
16. Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a/M. 1857.
17. Leydig, F., Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen, 1864.
18. Leydig, F., Ueber Amphipoden und Isopoden. Zeitschrift f. wissens. Zoologie. Bd. 30, sup., 1878.
19. Lilljeborg, W., Bidrag till kännedomen om de inom Swerige och Norrige förekommande Crustaceer af Isopodernas underordning och Tanaidernas family. Upsala Universitets Arrskrift, 1865.
20. Mayer, P., Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. I, 1880.
21. Mayer, P., Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. II, 1881.
22. Milne, Edwards, Histoire naturelle des crustacés. 3 vol. avec atlas, Paris, 1834-46.
23. Müller, Friedr., Tanais Rynchites und Tanais balticus, neue Arten der Ostsee. Archiv. für Naturgeschichte. 18. Jg. 1852.
24. Müller, Fritz, Ueber den Bau der Scheerenasseln. Archiv. für Naturgeschichte. 30 Jg. 1864.
25. Müller, Fritz, Für Darwin. Leipzig, 1869.
26. Möbius, K., Die Wirbellosen der Ostsee. Jahresberichte der Commis. für wissens. Untersuchungen der deutschen Meere in Kiel, für das Jahr 1874.

Digitized by Google

27. Nebeski, C., Beiträge zur Kentniss der Amphipoden der Adria. Arbeiten aus dem Zool. Institute der Universität Wien. Bd. III, 1880.

28. Suhm, von W., Briefe an Th. von Siebold von der Challenger Expedition. Zeitschrift f. wissens. Zoologie. Bd. 24, 1874.

29. Weber, M. Anatomisches über Trichonisciden. Archiv. für mikroskopische Anatomie, t. 19, 1881.

30. Weber, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Archiv. für mikrosk. Anatomie, t. 17, 1880.

31. Weismann, A., Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Leipzig, 1874.

32. Zenker, W., Ueber Asellus aquaticus. Archiv. für Naturgeschichte, 1854.

Digitized by Google

INTRACELLULARE VERDAUUNG

IN DER KEIMHAUT

VON

WIRBELTHIEREN

VON

J. KOLLMANN.

Mit Tafel XIII.

Der Nachweis der weitesten Verbreitung intracellularer Verdauung ist ein Erfolg, dessen sich die mikroskopirende Biologie rühmen darf. Mit der fortschreitenden Beobachtung der Protozoen und der niederen Metazoen, wie Spongien, Cœlenteraten und Turbellarien vertieft sich die Kenntniss des Vorganges. Mit der Erfahrung, dass eine ernährende Substanz als *sichtbare Masse in das Innere* einer Zelle eindringe, und in ihr verdaut werde, war der Weg gebahnt, und noch mehr damit, dass es festgestellt wurde, wie amœboide Bewegung es ist, welche den Prozess der Aufnahme vollführt. So unendlich wechselvoll derselbe aber auch im Reich der Wirbellosen und der Wirbelthiere sein mag, die weiteren Schicksale der aufgenommenen Nahrung sind nicht von geringerer Bedeutung. Knüpfen sich hieran vorzugsweise physiologische Probleme, so sind es allge-

Digitized by Google

meine biologische die sich unmittelbar anschliessen. METSCHNIKOFF, der die genealogische Entwicklung des Verdauungsapparates als eines der allgemeinsten und ältesten Metazoenorgane auffasst, spricht den Gedanken aus, dass der intracellulare Verdauungsmodus eine der wenigen von den Protozoen überlieferten Eigenschaften darstelle. Mit Recht scheint ihm derselbe zwar ein kleiner, doch immerhin ein werthvoller Verbindungsfaden zwischen beiden Gruppen darzustellen (Nr. 16).

Bei einer Untersuchungsreihe über den Randwulst der Reptilien und Vögel drängte sich mir wiederholt die Beobachtung auf, dass alle Schichten der Keimhaut, mit Ausnahme des eigentlichen Mesoblast[1], in den frühesten Entwicklungsstadien *Dotterbestandtheile incorporiren* und verdauen. Die *intracellulare* Verdauung spielt also selbst bei hochentwickelten Vertebraten schon bei dem ersten Aufbau des Organismus eine bedeutende Rolle, nicht blos bei dem reifen Wesen. Und zwar verdauen die *Entoblastzellen*, die *Ektoblastzellen* und endlich jene, welche ich in den Keimhäuten der Wirbelthiere als *Poreuten*[2] bezeichne. Am schärfsten ist die Erscheinung an den Entoblasten zu beobachten, und zwar um Vieles besser gerade an der Keimhaut, als an ihren Nachkommen den entodermalen Zellen des erwachsenen Organismus. Dort nehmen sie nämlich Dotterkugeln auf, die an sich schon leicht zu erkennen sind, aber unter der Anwendung der Reagentien sich sehr auffallend färben. Hat man also an diesen Entoblastzellen ein günstiges Objekt, das die *Incorporirung* schon sehr deutlich darlegt, so sind gerade sie noch besonders dadurch werthvoll, dass die *allmählige Verdauung* Schritt

[1] Unter Mesoblast verstehe ich lediglich die axiale Anlage der Keimhaut. Das sog. Mesoderm ist kein einheitliches embryonales Organ.

[2] Von πορεύομαι, ich gehe fort, reise.

Digitized by Google

für Schritt zu controlliren ist. Was ich hier über diese Vorgänge mitzutheilen gedenke, sind übrigens nur die auffallendsten Erscheinungen, die mit einfachen Hilfsmitteln uns entgegen treten. Ich zweifle nicht, dass gerade den Entoblasten noch mehr Geheimnisse zu entlocken sein werden mit Hilfe jener Methoden, welche jüngst z. B. OGATA (Nr. 17) mit so viel Erfolg angewendet hat.

Ich werde zunächst die Vorgänge schildern bei den

ENTOBLASTZELLEN,

der *Eidechse*, an der ich auf diese Erscheinung aufmerksam wurde.

Es handelt sich hier um Keimhäute eines vorgeschrittenen Stadiums; der Embryo, die axiale Anlage, zeigt die Allantois und 4-6 Urwirbel, dagegen ist die Blutcirculation noch nicht im Gange.

Auf der Keimhaut selbst unterscheide ich um diese Zeit folgende Bezirke:

1. Die axiale Anlage (Embryo).
2. Das helle Embryonalfeld.
3. Die Area vasculosa, in der eben die leicht gelblichen Blutzellenhaufen auftauchen.
4. Die Area vitellina alba.
5. Die Area vitellina flava.

Die letzten vier Abtheilungen sind Ringe von verschiedenem Aussehen, welche wie bei dem Vogel concentrisch die axiale Anlage umkreisen.

Von diesen fünf Gebieten eignet sich nur dasjenige der Area vasculosa und der Area vitellina alba für die Betrachtung der intracellulären Verdauungsvorgänge. Denn in dem Bereich der axialen Anlage und des Embryonalfeldes sind die Entoblastzellen auffallend niedrig, in demjenigen der Area vitellina flava fehlen sie noch vollständig, der ganze Prozess ist dort wenigstens noch unklar.

Digitized by Google

Alle Mittheilungen beziehen sich also nur auf verdauende Zellen aus dem eben erwähnten für die Betrachtung vorzugsweise günstigen Gebiet, und auf Keimhäute, welche der bekannten Erhärtung in Pikrin-Schwefelsäure unterworfen worden waren, der die allmählige Erhärtung in Alkohol folgte, die Einbettung in Celloid nach der Angabe SCHIEFFERDECKERS (Nr. 24), die Herstellung der Schnitte mit dem Mikrotom und die Aufbewahrung in Glycerin.

Die Zellen besitzen sehr *verschiedene Grösse* (Fig. 1 u. 2); es ist eine wechselvolle Reihe schon in dieser einen Hinsicht. Da ist eine Gruppe lang. cylindrisch, andere sind mehr kuglich oder kurz oval, und noch andere sind nur an dem dotterwärts gerichteten Ende unversehrt, während das gegen die Keimhaut gerichtete geöffnet ist. Man geht wohl kaum fehl, diese Schwankungen in der Grösse als abhängig von einem verschiedenen Grad der Füllung sich zu denken. Die einen haben viel aufgenommen, sind sehr stark gefüllt, die anderen haben einen Theil der Inhaltsmasse bereits an die Lacunen zwischen den Keimblättern abgegeben. Mit unsern Vorstellungen über die Form der Epithelien wäre es wenigstens schwer vereinbar, eine solche Variation in der Form ohne irgend einen nachweisbaren Grund anzunehmen. Der *Inhalt* hat bei allen Zellen das Ansehen des *Protoplasma*, ist in einigen Fällen bei Fig, 2, Nr. 1 etwas dichter an dem unteren, dem Dotterende, angehäuft. Ueberdies durchziehen *Stränge* desselben den Zellkörper; auch sie sind unten zahlreicher, namentlich gilt dies bei der Gruppe Fig. 2, Nr. 1, um sich weiter oben allmählig zu verlieren.

In dem Protoplasma des Zellkörpers finden sich *Kugeln mit fettähnlichem Glanz*, welche incorporirt sind (Fig. 1, Nr. 1 u. Fig. 2). Dieselben Elemente kommen auch in dem flüssigen Dotter in grosser Zahl vor. Sie sind von verschiedenem Umfang, doch überschreiten sie im ganzen den

Digitized by Google

Diameter von $^1/_{110}$-$^1/_{120}$ mm. niemals in den mir zugänglichen Stadien; ob in späteren nicht auch Kugeln von $^1/_{60}$-$^1/_{40}$ mm. aufgenommen werden können, wie dies bei dem Hühnchen der Fall ist, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Der *Kern* der Entoblastzellen hat in der Regel ovale Form, ist hell und nimmt, wie dies immer der Fall, bei der Imbibition den Farbstoff kräftiger auf als das Zellprotoplasma. Sein Inhalt besizt entweder ein scharf hervortretendes Kernkörperchen oder eine grössere Menge concentrisch liegender Massen, wahrscheinlich Reste von Kernfäden; doch habe ich dem Verhalten des Kerns nach dieser Richtung hin nur vorübergehende Aufmerksamkeit geschenkt. Wichtiger erscheint mir seine *wechselnde Lage.* Sie ist bald an dem oberen Zellenende, bei der Gruppe Fig. 2, Nr. 1, oder tief in dem unteren Ende, wie bei Fig. 2, Nr. 3.

Höchst auffallend sind Zellen welche nach oben geöffnet erscheinen (Fig. 2, Nr. 3). Ich habe sie anfangs für Kunstprodukte gehalten, allein ihr häufiges Vorkommen und eine Schnittrichtung welche den Gedanken an eine solche Messerwirkung ausschliesst, lassen mich vermuthen, dass hier ein physiologischer Zustand der Zelle vorliege.

Ist dies der Fall, dann bestände die Stoffabgabe der Entoblastzellen nicht in einer einfachen Diffusion, sondern in einer direkten Wanderung der Masse. Wie die Aufnahme nicht ausschliesslich auf dem physikalischen Vorgang der Osmose beruhte, so wäre das auch mit der Stoffabgabe der Fall. Werden von den Entoblastzellen Dotterkugeln vollkommen mechanisch aufgenommen, so ist est wohl denkbar, dass die Entleerung der verdauten Substanz ähnlich stattfinde. Es hat durchaus nichts überraschendes, dass uns Zellen wie durch eine Membran abgeschlossen erscheinen, es vielleicht auch in der Wirklich-

Digitized by Google

keit sind, aber während bestimmter physiologischer Zustände sich in dieser Hinsicht geradezu entgegengesetzt verhalten. Man muss überdies wohl beachten, dass jede dieser Entoblastzellen in dreifacher Weise thätig ist:

1. sie nimmt auf und verdaut;
2. sie gibt die verdauten Stoffe in veränderter Form ab;
3. sie vermehrt sich.

Hier interessiren uns nur die beiden ersten Funktionen, welche in eine und dieselbe Zellenindividualität verlegt sind. Während der Mikro-Organismus die verdauende Rolle spielt, erscheint er uns, namentlich unter der Anwendung der Reagentien allseitig geschlossen. Allein während der zweiten Funktion fehlt an demjenigen Ende, durch das der Zellenleib die Stoffe entlässt, die Begrenzung, weil eben dort die Masse in der Wanderung begriffen. Ich hätte jeder Deutung dieser Art entsagt, hätte ich nicht auch dotterwärts ähnlich geöffnete Zellen gefunden. So drängte sich aber der Vergleich der Entoblastzellen mit einer einzelligen Drüse auf. Er liegt um so näher, als auch hier nicht nur wirbellose Thiere und zwar reife Organismen mit herangezogen werden können, sondern selbst entodermale Zellen und sogar solche von Säugethieren, ja selbst von dem Menschen. Ich denke hier einmal an die Epithelzellen des Darmrohres überhaupt, dann aber an die secernirenden Zellen der Fundus- und Pylorusdrüsen des Magens.

Mein Hinweis soll sich hier lediglich auf eine der neuesten Arbeiten über diesen Gegenstand, auf die Mittheilungen von Ph. Stöhr (Nr. 27 u. 28) beschränken, in welcher die betreffenden Arbeiten über Darmepithelien von Arnstein, Eimer, Edinger, Heidenhain (Nr. 2), Nussbaum, Koller u. A. vollständig aufgeführt sind. Wenn die Belegzellen des Menschen, des Hundes, der Katze und des Kaninchens an der Begrenzung des Drüsenlumens in der

Digitized by Google

von STÖHR beschriebenen Form theilnehmen, wie ich dies auch selbst an Präparaten dieser Art feststellen konnte, so heisst das nichts anderes, als dass die Zelle *ihren Inhalt in das Drüsenlumen direkt entleert.* Das Verhalten der von mir dargestellten Entoblastzelle aus der Keimhaut des Reptils und dasjenige der entodermalen Zelle aus dem Magen des Säugers wären sich, während der Dauer der nämlichen Funktion, was die Massenwanderung durch das offene Zellenende betrifft, vollkommen gleich.

Diese zweite Funktion der Entoblastzelle schien mir auch in dieser etwas fremdartigen Form, wie sie an der Keimhaut des Reptils entgegentritt, wichtig genug, um ihr noch eine besondere Abbildung zu widmen; denn ich bemerkte wiederholt nicht nur geöffnete Zellen, welche eine unverkennbare Beziehung zu den Poreuten Fig. 1—5 *m* hatten, sondern ich konnte sogar Zellen auffinden, aus denen der Inhalt gerade herauszuquellen im Begriffe war. Ich habe eine solche in Fig. 5 abgebildet und zwar sehr vergrössert, damit die Verhälltnisse um so leichter erkennbar sein sollten. Die ausgeflossene Protoplasmamasse theilte sich in zwei Ströme, von denen jeder mit dem Ausläufer eines Poreuten in Verbindung stand (Fig. 5, *m*). Die Austrittsstelle erscheint wie durch eine Explosion zerrissen. Wie weit dies richtig, entzieht sich einer genaueren Beurtheilung. Mir machten die dunkeln Schatten diesen Eindruck bei der Oelimmersion und der seitlichen Beleuchtung mit künstlichem Licht. Ob das sich genau so verhält ist im Ganzen gleichgiltig. *Der Schwerpunkt der Erscheinung liegt in der Massenwanderung des Zelleninhaltes,* in dessen Tiefe sich ein grosser Kern befand.

Die Vorgänge der intracellularen Verdauung an den *Entoblastzellen der Keimhaut des Hühnchens* scheinen manigfaltiger, was die *Incorporiruug* der Dotterkugeln betrifft. Es liegt dies vielleicht jedoch nur daran, dass mir ein grös-

Digitized by Google

serer Reichthum verschiedener Entwicklungsstufen zur Verfügung stand, und dass verschiedene Methoden der Erhärtung[1] und der Färbung[2] in Anwendung gekommen waren.

Alle Präparate sind dem Bereich der Area vasculosa entnommen und zwar Keimhäuten mit 7-20 Urwirbeln, also kurze Zeit vor und nach dem Schluss des Herzens. Die Figuren sind weit über jene Grösse gezeichnet, welche Tauchlinsen entwerfen; die Gebilde sind ja bekannt genug, es handelt sich hier also hauptsächlich um die deutliche Darstellung und die Interpretation namentlich der Einzelnheiten. So schien es mir gestattet, gerade die Details mit jener Deutlichkeit zum Ausdruck zu bringen, welche durch die Complication des Zellinhaltes geboten ist.

Zunächst seien zwei wesentliche Unterschiede der Bilder erwähnt, welche wohl von der verschiedenen Behandlung abhängig zu machen sind, nämlich die Entoblastzellen in Fig. 1, im Vergleich mit denen in den Fig. 3 und 4.

Die ersteren sind reicher an Protoplasma, der Zellinhalt ist characteristischer in Fäden und Streifen oder Haufen angeordnet, während in den zuletzt erwähnten Figuren die Zelle mit Ausnahme dunklerer Massen wie leer erscheint. Der Gegensatz ist so bedeutend, dass in dem einen Fall die ganze Zelle mit geringen Ausnahmen den Eindruck eines zwar durchsichtigen aber doch soliden Körpers macht, während die andern theilweise wie glashelle Ballons aussehen, in welchen Inhaltsmassen schweben. Das hängt offenbar dort mit der Salpetersäure und hier mit der Pikrinschwefelsäure zusammen, von denen die eine ungemein rasch und energisch wirkt und das

[1] Salpetersäure von 5 : 100 und Pikrinschwefelsäure.
[2] Boraxkarmin und Hämatoxylin.

Digitized by Google

Eiweiss coagulirt, während dies bei der anderen nicht in gleichem Grade der Fall ist. Das Mehr oder Weniger der im Weingeist und Wasser unlöslichen Niederschläge entscheidet hier das Aussehen der Zellen, und nur aus der Combination der mittels der *beiden* Behandlungsmethoden gewonnenen Resultate wird sich das physiologische Verhalten annähernd bestimmen lassen.

Im Allgemeinen sei bemerkt, dass bei dem Hühnchen die Individualität der einzelnen verdauenden Entoblasten viel wechselvoller in die Erscheinung tritt (Fig. 3 und 4), als bei der Eidechse (Fig. 1). Da sind Zellen ausgedehnt *ad maximum*, und gefüllt nicht allein mit Dotter-Elementen und Protoplasma und protoplasmatischem Netz, sondern auch leere Räume, Vacuolen, zeigen an, dass dort vorher offenbar in Alcohol oder in den Säuren lösliche Substanzen sich befanden.

In einem schneidenden Gegensatz hierzu sind Entoblasten, welche klein, wie zusammengepresst zwischen den ausgedehnden sitzen, und weder Dotterkugeln enthalten, noch sonst irgend etwas bemerkenswerthes, wenn man nicht den Kern als etwas solches hervorheben sollte. Allein selbst diese Zellen sind nicht einmal alle in einem gleichen physiologischen Zustand. In Fig. 1, Nr. 4 liegen zwei nebeneinander, von denen die eine mit vielkörnigem Protoplasma versehen, unter dem Einfluss des Karmins sich intensiv roth färbte, während die andere kaum Spuren körnigen Zellinhaltes aufwies und deshalb nahezu blass geblieben war.

Wie in der Grösse, so herrscht auch in der *Form* beträchticher Wechsel. Ein einheitliches Prinzip ist kaum erkennbar, sondern je nach Raum und augenblicklicher physiologischer Rolle sind sie lang oder kurz, cylindrisch oder spindelförmig, dünn oder dick. Auf den ersten Blick und bei schwacher ($\frac{300}{1}$) Vergrösserung glaubt freilich

Digitized by Google

das Auge überall Regelmässigkeit zu finden, allein genauere Prüfung ergiebt, dass das gerade Gegentheil herrscht: nämlich ein bedeutender Grad von Unregelmässigkeit. Ich finde hierfür eine Erklärung nur in der complicirten Funktion jeder dieser Zellen, die ich schon weiter oben bezeichnet habe als: *Verdauung*, *Secretion* und *Vermehrung*. Bei dem Hühnchen habe ich, soweit meine Umschau reicht, freilich nur die Vorgänge der Incorporirung von Elementen beobachtet, und auch hier selbstverständlich nur die abgeschlossenen Prozesse an der todten Zelle. Auf welche Weise Secretion und Vermehrung stattfinden, kann ich nicht angeben, obwohl die letztere zweifellos sehr energisch vor sich geht. Mit der Ausdehnung der Area vasculosa breitet sich ja bei dem Hühnchen der verdauende Entoblast allmählig über die ganze Dotterkugel aus. Die Oberfläche vermehrt sich also unablässig, besonders noch dadurch, dass die Gefässe dotterwärts halbkuglig über die Ebene der Area vasculosa vorspringen. Dennoch habe ich in dem von mir untersuchten Bereich keine Zellenvermehrung gesehen, und konnte mich auch nicht überzeugen, dass um diese Zeit *zwischen* den Gefässen die Schichte des Entoblast sich verdoppelt habe, wie angegeben worden ist. Dies mag vielleicht später eintreten; bisweilen konnte ich wohl bei schwachen Vergrösserungen Stellen finden, welche den Anschein einer zweifachen Schichte von verdauenden Zellen hatten. Allein die Entscheidung ist sehr schwer, und es wollte mir immer scheinen, als handle es sich hier um die obere Hälfte einer langgestreckten Zelle, deren Protoplasma in irgend einem Ende aufgehäuft, den Eindruck von zweien hervorrufen kann (Fig. 3 besonders die beiden vorletzten Zellen). Doch will ich kein entscheidendes Urtheil über diesen Gegenstand abgeben, bevor mir nicht eine breitere Erfahrung zu Gebote

Digitized by Google

steht, sondern nur den obigen Bedenken Ausdruck geben mit dem Hinweis, dass das verdauende Entoderm soweit im Augenblick meine Erinnerung reicht, in dem Darm der erwachsenen Thiere auch nur in einfacher Schichte vorkommt.

Ist der Wechsel der Grösse und der Form schon sehr bedeutend, so ist dies nicht in geringerem Grade mit den *Bestandtheilen des Inhaltes* der Fall. Das *Protoplasma* z. B., um mit der vornehmsten Substanz zu beginnen, ist entweder in dem Grund der Zelle angehäuft (Fig. 3), oder an dem oberen Ende, oder es umgiebt den Kern und strahlt von ihm in verschieden gerichteten Zügen aus, Vacuolen begrenzend, wie in Fig. 1, Nr. 2 und 5; Fig. 3, Nr. 1. Man wird wohl kaum irre gehen mit der Annahme, dass hier durch das Reagens die sich bewegende und verdauende Protoplasmamasse erstarrt vor uns liegt. So deute ich denn die in einem Korbgerüst von Protoplasma liegende Dotterkugel in Fig. 1, Nr. 7; Fig. 2, Nr. 3 oder Fig. 3, Nr. 1 in ähnlichem Sinne. Sie liegt eingeschlossen in dem verdauenden Zellenkörper, der helle Raum in ihrer nächsten Umgebung ist wahrscheinlich ein Kunstprodukt, durch Wasserentziehung hervorgerufen, und der in gleicher Entfernung retrahirte Zellinhalt lag wohl während des Lebens der Zelle dicht um die Dotterkugel.

Der *Kern* befindet sich bei den Entoblastzellen des Reptils an verschiedenen Stellen der Zelle und dabei bald umgeben von Protoplasma, bald ohne ein solches. In Fig. 1, Nr. 1 sitzt er oben rechts in der Ecke, ebenso Nr. 7 links oben, in Fig. 4, Nr. 2 an der gebauchten Wand links, in derselben Fig. bei Nr. 4 war gar keiner zu finden, und in der Fig. 3 bin ich bei den meisten Zellen über die Anwesenheit des Kerns in Zweifel geblieben. Es bleibt völlig unaufgeklärt, ob darin ein physiologisches Verhalten vorliegt, oder nur ein Fehler in der Wirkung des Reagens.

Digitized by Google

Was nun die *incorporirten Dotterkugeln* betrifft, welche den Farbstoff sehr reichlich aufnehmen, so müsste, streng genommen, zunächst der Beweis geführt werden, dass dies keine Kerne seien, sondern in der That die von den Entoblasten gefressenen Dotterelemente. Allein nach den in der Literatur bereits vorliegenden Zeugnissen, auf die ich später zurückkommen werde, herrscht darüber nirgends ein Zweifel.

Die ausserordentliche Imprägnirbarkeit der Dotterkugeln darf ich als bekannt voraussetzen, und will nur bemerken, dass mit saurem Eosin sich die Grundmasse intensiv roth färbt, die fettähnlich glänzenden Kugeln mit darauffolgender Hamätoxylinfärbung dagegen blau werden. Die beträchtliche Verschiedenheit der Form und Grösse ist gleichfalls bekannt, und wurde überdies in der Fig. 4 zum Ausdruck gebracht, bei der ich einen Haufen solcher Dotterkugeln unterhalb der Entoblastzellen anbrachte.

Wichtiger ist es wohl einen Blick auf die *allmählige Aufsaugung*, d. h. die Verdauung zu werfen. Es zeigt sich, dass dieselbe bei dem Hühnchen in einer Verflüssigung von dem Rande her zu bestehen scheint. Die Dotterkugeln zerfallen nicht, sie lösen sich nicht in Fragmente auf, sondern sie werden zusehends kleiner, bis sie endlich nur mehr als kleine Körner sichtbar sind: Fig. 2, Nr, 2 und wie in Fig. 4, Nr. 4, die ebenfalls schwinden.

Die *Aufnahmsfähigkeit* der Zellen ist hinsichtlich der verschluckten Masse eine erstaunlich grossse. In Fig. 4 ist bei Nr. 2 eine Zelle abgebildet, welche (wohl gleichzeitig) die beiden grossen Dotterelemente aufgenommen hatte. Contractionen des Protoplasma drückten dann die beiden Dottergebilde wahrscheinlich so aneinander, dass das eine in eine schalenförmige Vertiefung des anderen hineingepresst wurde. Die durch die Reagentien hervorgerufene

Digitized by Google

Schrumpfung lässt die halbkuglige Schale deutlich zum Vorschein kommen.

Erklärt man die in den Entoblastzellen sichtbaren Dotterkugeln durch Incorporirung eingeführt, so erwächst daraus die Verpflichtung, den Vorgang des Incorporirens nachzuweisen. Es gehört dazu der Nachweis der Bewegung des Zellprotoplasma in seinen einzelnen Phasen, wodurch die Dotterkugel umschlossen wird. Dieser direkte Nachweis ist zur Zeit unmöglich. Es lassen sich nur soviele Zeichen an der Zelle selbst und dann andere verwandte Vorgänge an anderen Zellen dafür anführen, dass dadurch die Vermuthung auf das geringste Maass zurückgeführt wird.

Die Zeichen an den Entoblastzellen selbst, welche dafür sprechen, dass das Protoplasma die Dotterelemente umgreife und in das Innere hineinziehe, bestehen in Anhangsgebilden, welche das untere Zellenende bei scharfem Zusehen erkennen lässt. Wie bei der Eidechse, so erschienen mir auch bei dem Hühnchen die Zellen anfangs nach unten abgerundet, und durch eine Membran begrenzt. Allein dies ist nicht immer der Fall. Man findet sehr oft bei starken Vergrösserungen die *Contour unterbrochen*, oder eigenartige Fortsetzungen des Inhaltes, welche die früher scheinbar bestimmte Grenze überschreiten und gegen den Dotter gerichtet sind. In Fig. 4, Nr. 1, 3 und 4 sind solche Formen abgebildet. Die letztere ist sogar unten offen, und ich habe später, nachdem bie Zeichnungen bereits an das lithographische Institut abgesendet waren, noch schlagendere Beispiele von Offenstehen wahrgenommen. Ich deute diese Anhänge der Zellen als Protoplasmamassen, die sich ausstrecken und verkürzen können und sich ungefähr ebenso verhalten, wie der Leib einer Amœbe, die eine Navicelle incorporirt, um sie zu verdauen. Entoblasten der Reptilien haben ähnliche Anhänge, doch sind

Digitized by Google

sie, wenigstens an den mir vorliegenden Präparaten, nur bei künstlicher Beleuchtung wahrnehmbar. Namentlich ist schiefe Beleuchtung zu empfehlen. Dann kommen Zellenränder zum Vorschein wie sie bei Fig. 5, Nr. 5 abgebildet sind. Die begrenzende Schichte stellt nämlich ein Vliess von feinen Fäden dar, das sehr mannigfache Gestalt annehmen kann. So deuten alle Erscheinungen auf ein lebendiges und bewegungsfähiges Zellprotoplasma hin. Höchst interessant war mir das Aussehen der Zelle Nr. 3 in Fig. 1. Sie ist sanduhrförmig, blass, und an ihrem unteren Ende haftet eine helle Dotterkugel, wahrscheinlich festgehalten durch das Protoplasma, das um die Kugel herumzugreifen im Begriffe steht. So würde nach meiner Vorstellung der Akt des Incorporirens zu beginnen haben.

Die Berechtigung zu solcher Deutung gewähren nur die vorhandenen Beobachtungen an den wirbellosen Thieren. Ich werde mir deshalb erlauben, einige Phänomene dieser Art hier anzuführen.

In dem Entoderm von Hydra wurden Zellen von amöboidem Charakter gefunden, mit festen Nahrungspartikeln in ihrem Innern (Lieberkühn, Nr. 13 und J. Parker, Nr. 18). An einer neu entdeckten Süsswassermeduse bemerkte Ray-Lankester (Nr. 22) die Verdauung der Zellen: pseudopodienartige Fortsätze umschlossen die Nahrungspartikelchen, welche in verschiedenem Grade des Zerfalls beobachtet werden konnten. Du Plessis ist (Nr. 19, S. 121) der Entdecker der amöboiden Bewegungen der Darmzellen bei einer Turbellarie (*Plagiostoma Lemanni*). Sie senden Fortsätze aus und kriechen losgelöst wie ein Proteus über den Objektträger hin. Alle diese Bewegungen zielen, wie v. Graff richtig vermuthete, auf die direkte Incorporirung von Nahrungsobjekten ab.

Metschnikoff (Nr. 14) theilte übereinstimmende Beobachtungen mit. Jüngst ist nun v. Graff (Nr. 46), und

Digitized by Google

später in dem Turbellarienwerk (Nr. 6, S. 95) eingehend auf diese Thatsache zurückgekommen. Wenn man ein Mesostomum etwa eine Stunde nach dem Verschlucken seiner Beute (*Nais proboscidea*) untersucht, so findet sich in dem nunmehr sehr verengten Darmlumen nur noch die Cuticula, während die sämmtlichen Weichtheile *im Innern* der Darmzellen liegen. Wie Rhizopoden mittels ihrer Pseudopodien die zu ihrer Ernährung dienenden Gegenstände umschliessen und aussaugen, so werden auch diese Magenzellen mittels ihrer Pseudopodien alle in den Magen gelangenden Gegenstände umfliessen, verdauen und die gewonnenen Nährstoffe assimiliren. Selbst mit Flimmerhaaren besetzte Darmzellen von *Stenostama leucops* besitzen die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme in derselben eben beschriebenen Weise (GRABER, Nr. 3, S. 278).

Für unsere Zwecke ist dabei noch werthvoll, dass nicht alle Darmzellen zugleich thätig sind, sondern neben verdauenden auch kleinere nicht verdauende getroffen werden. Denn dasselbe ist gerade auch bei den Entoblastzellen der Reptilien und Vögel der Fall. Da sind einige Zellen sehr gross, und sie können unstreitig zu der Ansicht verleiten, es seien die Dotterballen in dieselben eingewandert (Fig. 3, Nr. 1; Fig. 4, Nr. 1—3). Allein die ungezwungene Erklärung liegt doch in der *activen Thätigkeit der Zellen*, in der durch Plasmabewegung bedingten Aufnahme von Dotterkugeln, die verdaut werden. Die kleineren Zellen befinden sich dagegen in dem Ruhezustande (Fig. 1, bei Nr. 4). Die Entoblastzellen des Embryo verhalten sich also wie die Darmepithelien der Turbellarien, der Polycladen und wie die der gesammten Zoophyten (Spongien) und ächten Cœlenteraten. Es ist ferner zu erwägen, dass Secrete von irgendwelchen Drüsen weder dort, noch bei den Keimhäuten irgend welche Rolle spielen. So liegt die begründete Vermuthung nahe, dass während der ersten

Digitized by Google

Perioden der Entwicklung sofort die ursprüngliche Fähigkeit dieser Zellen in Kraft tritt, die schon bei den wirbellosen Urahnen die Incorporirung und die darauffolgende Verdauung der Nahrung leitete.

Man braucht übrigens gar nicht so weit zurückzugreifen. Bei Wirbelthieren ist dasselbe ja längst beobachtet, und WIEDERSHEIM (Nr. 31) kommt in der Festschrift für die Naturforscherversammlung in Freiburg ausführlich, und namentlich auch für die Wirbelthiere, auf diese Erscheinung zurück. Der Darmtractus der phyletisch ältesten Wirbelthiere, also derjenige des Amphioxus, der Cyclostomen und wahrscheinlich auch derjenige der Dipnoer entbehrt der Pepsindrüsen im Sinne der amnioten Wirbelthiere vollkommen. Es werden also die Zellen direkt, selbst sich an der Verdauung betheiligen. THANNHOFER (Nr. 29) und WIEDERSHEIM beobachteten beide amœboide Bewegungen der Darmepithelien, und zwar dieser bei dem Höhlenmolch, jener am Frosch[1]. Das Protoplasma war am freien Rand einzelner Zellen in activer amœboider Bewegung begriffen. So zeigen also auch die bewirbelten Thiere noch dasselbe Phänomen, das die wirbellosen Urahnen auszeichnet. Die *entoblastische Zelle* incorporirt allerwärts, und es ist nur eine selbstverständliche Consequenz, dass sie sofort nach ihrer *Entstehung* damit beginne.

Der Versuch, die Entoblastzellen als Verdauungsorgane, und die in ihnen gefundenen Dotterkugeln als die Objekte der Verdauung anzusehen, ist nicht neu. HANS VIRCHOW (Nr. 30) nennt das Dottersackepithel (*i. e.* den Entoblast) das Verdauungs- oder besser Resorptionsorgan des Embryo, und vielleicht entsprechen, wie er sich aus-

[1] Bezüglich weiterer literarischer Angaben verweise ich auf die citirte Abhandlung von WIEDERSHEIM.

Digitized by Google

drückt die verschiedenen Inhaltsmassen in den Zellen verschiedenen Bestandtheilen des Dotters.

Kœlliker (Nr. 12) sind diese auffallenden Eigenschaften der Zellen am zweiten Bebrütungstage ebenfalls entgegengetreten. « Im Bereich des Randwulstes entwickeln dieselben rasch mit dem Vorschreiten der Bebrütung dunkle runde Körper in sich, die bald die Zellen ganz erfüllen in der Art, dass jede Zelle *einen* grossen dunkeln Inhaltskörper und neben demselben noch eine gewisse Zahl kleinerer enthält. Am zweiten und dritten Tag werden diese Inhaltskörper gelblich und sieht der Entoblast dann wie anhängender gelber Dotter aus! » (Nr. 12, S. 176). Die weiteren Erwägungen, welche der verdienstvolle Forscher an diesen Befund anknüpft, sind ausserordentlich wichtig. Er ventilirt nämlich die Herkunft dieses seltsamen Inhaltes. « Er könnte aus Elementen des weissen Dotters bestehen, die eingewandert sind. His (Nr. 9 und 10) und Oellacher haben an dieselbe Möglichkeit gedacht. *Dafür* spricht die Aehnlichkeit der genannten Inhaltskörper mit den dunkeln Kugeln des weissen Dotters und zwar um so mehr, da sie auch in Osmium sich dunkel färben. » Die Vorstellung einer direkten Aufnahme weist Kœlliker zwar zurück, aber er kann sich dennoch nicht ganz von der Ansicht losreissen, dass dieselben als Produkte des Stoffwechsels der Entoblastzellen anzusehen seien, denen es natürlich in erster Linie zukommt, den in Folge der Bebrütung verflüssigten Nahrungsdotter aufzunehmen.

Seine Bedenken *gegen eine direkte* Aufnahme dieser Dottermassen in das Innere der Zellen lassen sich nicht allzu schwer zerstreuen. Wo das ganze Aussehen und die Wirkung der Osmiumsäure so klar sprechen, fällt die Wirkung des *Acidum aceticum* wenig in's Gewicht. Es ist ganz naturgemäss dass die in die Zellen incorporirten

Digitized by Google

und bereits umgewandelten und in der Auflösung begriffenen Ballen des Dotters der Essigsäure weniger widerstehen, als die ausserhalb liegenden dunkeln Kugeln.

JANÔSIK hat zwar nicht die Entoblastzellen des hier beschriebenen Stadiums studirt, sondern die früheren Entwicklungsstufen, in welchen an Stelle der Area vasculosa nur die Area opaca vorkommt, die ich als Randwulst bezeichne. Die unterste Zellenschicht derselben besteht aus Entoblasten. Dieser Randwulst ist für JANÔSIK im Wesentlichen ein Organ, das die Zufuhr von Nahrung für die Keimhaut vermittelt. Den Vorgang stellt er sich dabei so vor, dass durch Randwulstzellen die Dotterkugeln aufgenommen, dann in ihnen zersetzt werden, und dass dann die Produkte wenigstens theilweise durch active Bewegung das Protoplasma in das Blastoderma transportirt würden. Er erinnert daran, dass BALFOUR (Nr. 1, S. 483) nach REICHENBACH Entoblastzellen abbildet, welche durch pseudopodienartige Ausläufer Dotterkugeln aufnehmen. Die Darstellung des Verhaltens ist bei REICHENBACH durch ihre Einfachheit überzeugend, weil sie ohne die Absicht gegeben ist, das Prinzip der intracellularen Verdauung darzulegen. Die Bilder sind überdies so schlagend, dass sie von selbst den Gedanken dem Beobachter aufdrängen, und gleichzeitig übereinstimmend mit demjenigen, was an dem Entoblast der Wirbelthiere zu sehen ist! REICHENBACH (Nr. 23, S. 153) ist vollkommen klar über die Art, wie die Dotterballen bei dem Flusskrebs in das Innere der Entoblastzellen gelangen. Von dem dotterwärts gerichteten Theil der Zellen sieht er mehr oder minder feine Protoplasmafäden ausgehen, die ganz das Aussehen von Pseudopodien haben. Sie dringen zwischen die Dotterballen ein und scheinen dieselben allmählig zu umfliessen. Da sind Dotterkugeln schon ringsum mit einer feinen Protoplasmaschicht umgeben, während andere noch nicht voll-

Digitized by Google

ständig umflossen sind, also noch nicht ganz im Inneren der Zelle liegen, ungefähr ähnlich, wie die in meiner Fig. 1, Nr. 3 abgebildeten Zelle.

Dasselbe gilt also sicher auch für die Vögel und Reptilien. Aus der Literatur liessen sich viele Angaben beibringen, welche zeigen würden, dass die Vorstellung der *Incorporirung* wenn auch nicht mit demselben Wort, doch mit ähnlichen Bezeichnungen (z. B. bei *Rauber*, Nr. 21, u. A.) zu finden ist.

Meine Untersuchungen der Area vasculosa und dann der zurückliegenden Phasen ihrer Entstehung bis zu dem ersten Auftreten des Randwulstes haben mich überzeugt, dass die entoblastischen Zellen:

1. In ihm *zuerst* morphologisch und physiologisch vollendet sind, denn dort befindet sich die Umschlagstelle des Ekto- in den Entoblast, der Gastrulaurmund.

2. Sofort nach ihrer Vollendung aus den Furchungskugeln treten die Entoblastzellen in ihre volle physiologische Funktion. Was dem Entoblast sich nähert, geräth in das Bereich verdauender Zellen.

3. Die mechanische Art der Nahrungsaufnahme besteht in einer amœboiden Bewegung des Zellenprotoplasmas. Diese Voraussetzung verliert etwas von ihrer Fremdartigkeit, wenn man die Protoplasmafortsätze der Entoblastzellen (Fig. 4 und 5) berücksichtigt, ferner die vielen schon bekannten Thatsachen über Bewegungen des Protoplasma an den Entodermzellen wirbelloser und bewirbelter Thiere[1].

[1] Die Feststellung dieser Thatsache ist nach mehreren Seiten hin wichtig. Ist meine Auffassung und Deutung zutreffend, funktioniren die Entoblastzellen sofort, nach ihrer Entstehung resorbirend und gleichzeitig proliferirend, dann ist eine der Hauptschwierigkeiten beseitigt, welche der Deutung der embroyonalen Vorgänge innerhalb des Randwulstes (Area opaca) im Wege steht. Mit der Beobach-

Digitized by Google

Ektoblastzellen

Auch die Zellen des Ektoblast nehmen bei Wirbelthieren während der ersten Stadien der Entwicklung körperliche Stoffe auf, sie incorporiren Dottermasse. An einem regen Stoffwechsel dieser Zellen zweifelt ja Niemand; es wäre jedoch ein Gewinn für unsere physiologischen Vorstellungen, wenn sich der Vorgang an dem Körper der Zelle mit unsern Hülfsmitteln nachweisen liesse.

Ich glaube nun bezügliche Wahrnehmungen gemacht zu haben, dass Ektoblastzellen sichtbar Dotterelemente aufnehmen, und zwar ebenfalls mit Hilfe amœboider Bewegung. An denselben Keimhäuten, welche das oben beschriebene Verdauungsphänomen des Entoblast in dem Bereich der Area vasculosa bei *Lacerta agilis* zeigten, finde ich *auf* den Zellen des Ektoblast:

1. Hervorragungen, welche den Character von Protoplasma besitzen und nach der Dotterhaut gerichtet sind.

tung von der Incorporirung der Dotterelemente tritt eine neue Thatsache für die Beurtheilung in den Vordergrund. Denn es folgt daraus, dass der für die Furchung nicht verwendete weisse Dotter, ebenso wie der gelbe *verdaut* werden, dass also die in ihm vorkommenden Elemente 1) nicht den Werth von Zellen haben, und nicht von lebendigem Protoplasma, sondern einfach von Nährmaterial; 2) dass, was immer zur Verdauung bestimmt sei, eine niedrige physiologische Dignität in dem Ei besitzt.

Der weisse Dotter, die Keimfortsätze und andere Gebilde sind also an denjenigen Punkten, wo sie entoblastischen Zellen gegenüber liegen, zu einer gänzlich untergeordneten Rolle herabgedrückt. Sie sind Nährmaterial, oder wenn ich es etwas stark ausdrücken soll, Futter für die verdauenden Zellen. Sie sind den stärker individualisirten Elementen der Keimhaut unterthänig. Man kann für eine weitere Verschärfung des Gegensatzes zwischen dem activen belebenden Keim und dem passiven Nährmaterial, welches in dem meroblastischen Ei eingeschlossen ist, hier mit gutem Grund Vorstellungen heranziehen, welche *Darwin* in die Biologie hereingebracht und die *Roux* direkt auf die Zellen übertragen hat in seinem Buche « Der Kampf der Theile im Organismus » (Nr. 16).

Digitized by Google

2. Kleine Dotterkörner *im Innern* der Zellen, und andere welche dicht an der freien Zellenoberfläche festliegen, so als ob die Zelle im Begriffe wäre, dieselben eben zu incorporiren.

Im Hinblick auf die Vorgänge an den Entoblastzellen wird man kaum geneigt sein, solche Zeichen schlechthin in die Reihe der Kunstprodukte zu verweisen, und sie unbeachtet bei Seite zu schieben. Denn ein gewisser Grad intracellularer Verdauung, insofern ja Stoffwechsel in den Ektoblastzellen stattfinden muss, ist ja nicht direkt von der Hand zu weisen, und überdies liefern wirbellose Thiere auch hier bedeutungsvolle Belege.

Bei einigen ächten Cœlenterataten oder Cnidarien ist dieser Vorgang von METSCHNIKOFF beobachtet. Ein anderes Beispiel liefern Tentakelenden der *Actinia mesembryanthemum*. Sie nehmen gewöhnlich sehr viel Karminkörperchen auf. Die Larven der essbaren Actinie von Pantano enthält fast beständig in ihrem Ektoblast eine Anzahl fremder Stoffe. Je jünger die Larve, desto grösser ist der Einschluss von solchen Stoffen. Diese letztere Angabe METSCHNIKOFFS trifft auch für die Reptilienkeimhaut zu.

Bei Embryonen des Flusskrebses nehmen die Zellen des Ektoblast Dotterelemente auf (Reichenbach, Nr. 23). — Fressende Eier solcher Thiere, bei denen sich die weiblichen Genitalprodukte notorisch aus dem *Ektoblast* bilden, gehören zwar streng genommen nicht mehr dem äusseren Keimblatte, wenn sie einmal diese auffallende Sitte angenommen haben; immerhin ruft es Nachdenken hervor, dass junge amœboide Eier der Hydropolypen die ihnen benachbarten Genitalzellen auffressen (bei METSCHNIKOFF Nr. 16 angeführt nach KOROTNEFF).

Die Beobachtungen an den wirbellosen Thieren sind aber noch in einem anderen Punkte wichtig, darin nämlich, dass die embryonalen Zellen des *Ektoblast* ihre Eigen-

Digitized by Google

schaften auch auf alle ihre Abkömmlinge übertragen. Auch das Ektoderm des erwachsenen Thieres verdaut wie bei den Actinien. Sollte etwas ähnliches nicht auch noch in höheren Thierreihen vorkommen? Ich erinnere mich nicht, dass Thatsachen über Incorporirung bekannt wären, und es ist heute noch nicht zu sagen, wie lange wohl Ektoblastzellen während der Entwicklung des Organismus im Stande sind, diese Grundeigenschaft des Protoplasma zum Ausdruck zu bringen. Unterdessen wollte ich mir wenigstens erlauben, auf eine physiologische Funktion der embryonalen Ektoblasten hier hinzuweisen, und damit auch die genealogische Rolle anzudeuten, weil sie die physiologische zu stützen vermag.

Die intracellulare Verdauung der Akroblasten[1] und ihrer Abkœmmlinge, der Poreuten

Unter dem Ausdruck *Akroblast*[1] verstehe ich jenes *Zellenlager des Randwulstes*, das sich zwischen Ekto- und Entoblast befindet. Es ist ein mehrschichtiger Zellenhaufen, der einen deutlichen Ring an der Keimhautgrenze darstellt. Er ist der Grund der Verdickung der Keimhautgrenze, er ist ein Organ für sich, das für sich wächst, sich unabhängig von dem Mesoblast vermehrt und eine Zellenbrut liefert, welche durch die Fähigkeit der Bewegung in hohem Grade ausgezeichnet ist. Dieser Akroblast ist gänzlich unabhängig von dem Mesoblast, wie ich dies an einem anderen Orte zeigen werde; er ist offenbar in der Keimhaut der Wirbelthiere das Homologon desjenigen Gebildes, das O. und R. Hertwig « Mesenchymkeim » bei den Wirbellosen genannt haben. Die Zellen aus welchen

[1] ἄκρος, was zu äusserst ist, am Rande.

Digitized by Google

dieser Keim besteht, sind die sogenannten Mesenchymzellen, die Keime der Stützsubstanz bei den wirbellosen Thieren. Die Art ihrer Entwicklung, ihrer allmähligen Umwandlung, die Eigenthümlichkeit, dass sie amœboide Bewegung besitzen, und schon früh wandern, ist von diesen Forschern (Nr. 8) beschrieben worden.

Die Literatur der Wirbelthierentwicklung enthält zahlreiche und unumstössliche Belege, dass auch bei den *Vertebraten* ein bestimmter Keim für die Stützsubstanz besteht, den His, auf Grund eingehender Untersuchungen, in den Randwulst, also in ein *peripheres Gebiet* der Keimhaut verlegt. In einer Arbeit, welche sich unter der Presse befindet, habe ich ausgeführt und zwar von der Area vasculosa des Vogel- und Reptilieneies ausgehend, dass der Embryo (die axiale Anlage His) ohne Blut entsteht, und das Blut ohne Embryo. In den Randwulst eingeschlossen, im Innern der Area opaca, an deren Stelle später die Area vasculosa tritt, befinden sich die Blutkeime, die ich bei den Vertebraten als *Akroblasten* zu bezeichnen vorschlage. Sie haben eine grosse Zahl von Eigenschaften mit den Mesenchymkeimen der Wirbellosen gemein. Auch ihre Nachkommen, die ich *Poreuten* nenne, wandern, wie dies schon längst von His hervorgehoben wurde, auch sie besitzen amœboide Bewegung, auch aus ihnen gehen verschiedene Zellen hervor, deren wichtigste Aufgabe in der Herstellung der Stützsubstanz besteht. Die Akroblasten, die niemals epitheliale Anordnung während der ersten Perioden der embryonalen Entwicklung verrathen, stehen den Mesoblastzellen gegenüber, welche die axialen Theile des Mittelblattes in dem Embryo aufbauen. Ich trenne also den alten Begriff Mesoderm in zwei, in jenen des Akroblast [1]

[1] Es wäre verfrüht, den Mesenchymbegriff, wie ich ihn für die Wirbellosen für vollkommen zutreffend und seine Aufstellung für

Digitized by Google

und in jenen des Mesoblast. Beide sind in ihrer ganzen Anlage, nach Ort und Zeit verschieden. Der Akroblastkeim entsteht von beiden *zuerst*, und zwar *in dem Randwulst* bei Vögeln, Reptilien und Selachiern, an der Umschlagstelle der beiden Grenzblätter; der Mesoblast dagegen *später* im Centrum des Embryonalfeldes. Der Primitivstreifen ist das erste Dokument seiner Existenz, sei es dass er aus dem Ekto- oder aus dem Entoblast, oder aus beiden gleichzeitig hervorgehe. Während der Ausdruck Akroblast lediglich topographisch, die *Lage* eines besonderen Keimhautorganes andeutet, und keinerlei biologische oder histologische Vorstellung präjudicirt, sondern nur den Inhalt des Randwulstes aus besonderen Zellen treffen soll, will ich mit dem Wort « Poreuten » Zellen andeuten, welche als Nachkommen der Akroblasten *wandern*. Die Bezeichnung ist also von einer hervorragenden Eigenschaft dieser Gebilde hergenommen. Ein neuer Ausdruck schien mir besser, als einfach das Wort Wanderzellen, zu gebrauchen, das in der Physiologie und der Pathologie eine so grosse Rolle spielt. Obwohl ich der Ansicht bin, dass beide Gebilde zusammengehören, und die des reifen Organismus aus denjenigen der Keimhaut hervorgehen, wäre es dennoch verfrüht, sofort die Indentität zu proklamiren, die erst durch strenge Untersuchung festgestellt sein muss, ehe sie in gesicherten Besitz der Literatur übergehen kann und wird. Die Akroblasten und ihre Abkömmlinge, die *ersten Spræsslinge* der Akroblasten sollen *Poreuten* heissen, weil sie sich sofort nach ihrer Geburt auf die Wanderschaft

einen wichtigen Fortschritt halte, sofort in die Embryologie der Wirbelthiere überzutragen. Das kann später ohne Schwierigkeit geschehen. Vorerst mag es für beide Wissensgebiete wünschenswerth sein, dächte ich, getrennte Namen zu gebrauchen, um so mehr, als man im Reich der Wirbelthiere doch wohl auf manche Abänderungen gefasst sein darf.

Digitized by Google

begeben und zwar aus der Tiefe des Randwulstes an die Oberfläche steigen, sich unter dem Ektoblast ansammeln, und dort eine kurze Zeit hindurch oft in breiter Schichte angetroffen werden, die längst bekannt, schon oft als Gefässplatte oder als Gefässblatt bezeichnet worden ist. Aus diesen Poreuten gehen hervor:

1. Das Blut und zwar
   a) rothe Blutkörperchen, und
   b) weisse Blutkörperchen.

2. Die Zellen zu dem Aufbau der Kapillaren und daran anschliessend jedenfalls die zellenhaltige Innenwand der Gefässe.

3. Die grosse Schaar der Wanderzellen, die Poreuten während ihres ganzen Lebens bleiben.

4. Die verschiedenen Zellen der Bindesubstanzen, welche sich zeitweise fest niederlassen, um aber entweder selbst, oder in ihren Nachkommen dem alten Wanderleben unterworfen zu sein.

In dem Gebiet der Area vasculosa befinden sich an der Keimhaut der Eidechsen wie der Selachier ebenfalls drei Schichten, gerade wie bei dem Hühnchen bestehend aus:

a) Ektoblast;
b) Entoblast, und dazwischen
c) die in der Vermehrung begriffenen Zellen des Akroblast.

Kehren wir nunmehr wieder zu den Zellen des Randwulstes zurück.

Die Poreuten bestehen aus einem grossen Kern, mit Kernkörperchen. Körniges Protoplasma macht den Körper der Zelle aus, Fig. 2 *m*, das sich in Fortsätze auszieht, welche von den verschiedensten Punkten ausgehen können; die einen lang, hängen mit denjenigen anderer zusammen, die anderen unbedeutend, endigen nach kurzem Verlauf. Es sind dies dieselben embryonalen Zellen, wel-

Digitized by Google

che in dem reifen Organismus als weisse Blutkörperchen, als Wanderzellen, als Bindegewebs-Körperchen überall zu finden sind. Ich habe an ihnen nur Eigenschaften gefunden, welche man an den obengenannten Gebilden aus dem reifen Organismus schon lange kennt, und darf demnach auf weitere Beschreibung verzichten.

Während die Poreuten in der Keimhaut der Eidechse verhältnissmässig leicht zu finden sind, hat es mir bei derjenigen des Hühnchens ziemlich viel Mühe gemacht, woran, wie ich glaube, nur die Methode der Färbung die Schuld trägt. Um sie deutlich zu tingiren, muss man mit Boraxkarmin, Hämatoxilin, streng genommen überfärben. Solche Präparate sind für andere embryologische Studien unbrauchbar. Der Meso- und der Entoblast sind zu unklar, dafür aber die Poreuten mit ihren Ausläufern um so deutlicher, während sonst nur Kerne von ihnen zu bemerken sind, und kurze spindelförmige Ausläufer, wie in Fig. 1 *m*. Auf denjenigen Präparaten von dem Hühnchen, welchen die Abbildungen Fig. 3 und 4 entnommen sind, waren neben den schon merklich gut geformten rothen Blutkörperchen Fig. 3 und 4 *b*, einige Poreuten *m* nachzuweisen, die Individualisirung der wandernden Zellen, der rothen und der weissen, war also schon im Gange.

Bei der Eidechse habe ich nun die Zeichen *direkter Massen*-Wanderung aus den Entoblasten nach den Poreuten hin gesehen. Auf den einen Fall habe ich schon vorübergehend aufmerksam gemacht, er ist in Fig. 2 bei Nr. 3 abgebildet. Einer der Poreuten sendet Fortsätze gegen eine Entoblastzelle hin. Die feinen Ausläufer hängen, soviel ich beobachten konnte, mit einander zusammen. Die Entscheidung ist selbstverständlich in solchen Fällen nicht leicht, wo es sich um einen Verbindungsstrang von c. $^1/_{1000}$ mm. handelt, der überdies aus lose aneinander gereihten Körnchen besteht. Ich habe mehrere solcher

Digitized by Google

Fälle gesehen und glaube mich über den wirklichen Zusammenhang nicht zu täuschen, der mit guten Oelimersionen, mit Condensor und künstlicher Beleuchtung geprüft wurde.

Unzweifelhaft existirte ein Zusammenhang dieser Art in dem in Fig. 5, aus der Keimhaut der *Lacerta ag.* abgebildeten Fall. Die Poreuten nahmen direkt die von der Entoblastzelle gelieferte Masse *in sich auf.* Daher leitet sich zunächst die Berechtigung ab, von einer Incorporirung und dem damit zusammenhängenden Prozess der Verdauung bei den Poreuten zu sprechen.

Die genealogische Seite dieser Funktion hat jüngst METSCHNIKOFF in vortrefflicher Weise ausgeführt. In der oben citirten Abhandlung (Nr. 16) enthält der Abschnitt II eine Uebersicht über intracelluläre Aufnahme und Verdauung durch « wandernde Mesodermelemente, » wie er sie nennt, im Reich der Wirbellosen und der Wirbelthiere. Es wird jetzt in übereinstimmender Weise angenommen, dass diese Wanderzellen bei sämmtlichen Spongien eine bedeutende Rolle bei der Ernährung spielen, es sind fressende amœboide Gebilde (F. E. SCHULZE, Nr. 26).

HÆCKEL (Nr. 7) war der Erste, der die Aufnahme von Indigokörnchen in's Innere von Blutkörperchen bei einer Tethys feststellte. Die lange Reihe von Untersuchungen welche « das Fressen » der weissen Blutkörperchen feststellte, brauche ich nur anzudeuten, um die grosse Summe physiologischer und pathologischer Entdeckungen mit diesem einen Schlagwort in's Gedächtniss zu rufen. Ich will nur noch ein Paar der auffallendsten Handlungen (*sit venia verbo*) der Poreuten anführen. SCHNEIDER hat im Jahre 1880 (Nr. 25) die Beobachtung gemacht, dass bei Hirudineen die Resorption von Geschlechtsprodukten durch amœboide Wanderzellen vermittelt wird, und METSCHNIKOFF erzählte jüngst von mesodermalen

Digitized by Google

Phagocyten einiger Wirbelthiere wirklich überraschende Leistungen (Nr. 15). Bei der Rückbildung des Batrachierschwanzes verschlingen die amœboiden Zellen ganze Stücke von Nervenfasern und Muskelprimitivbündeln! Und was dabei besonders beachtenswerth, und neben der verdauenen Eigenschaft dieser Wanderzellen in's Gewicht fällt, ist das Resultat, dass eine scharfe Grenze zwischen sogenannten fixen oder sternförmigen und wandernden Bindegewebszellen durchaus nicht existirt.

Ich erlaube mir die Leser auf die beiden letzten Arbeiten METSCHNIKOFFS hinzuweisen; denn die dort angeführten Erscheinungen sind, wie kaum andere, bestimmend für die Annahme, dass die weissen Blutkörperchen sich bei der Auswanderung *activ* betheiligen. Das aber ist ihre Natur, und ihre Grundeigenschaft von Anfang an, ob sie als Poreuten zum ersten mal auf die Wanderschaft gehen, und aus der *Area vasculosa* in den Embryo einwandern; ob sie Blutgefässe im normalen oder im pathologischen Zustand bilden, oder ob ihre Abkömmlinge die Rolle weisser Blutkörperchen übernehmen, die sie für längere oder kürzere Zeit mit derjenigen fixer Bindegewebszellen vertauschen. Und neben dieser Eigenschaft der Bewegung, besitzen sie die Fähigkeit der Aufnahme körperlicher Stoffe und diejenige der Verdauung in nicht geringerem Grade. Diese letzteren Eigenschaften zeichnen aber schon die elementaren Zellen des Randwulstes aus, deren Abkömmlinge sie sind.

Im Hinblick auf diesen doppelten genealogischen Zusammenhang von Stoffaufnahme der Poreuten bei den Wirbelthieren und der Mesenchymzellen bei den Wirbellosen war es wohl gestattet, meine fragmentarischen Mittheilungen über die Verdauung und über die direkte Massenwanderung von Zelle zu Zelle hier zusammenzustellen.

Digitized by Google

Man wird nach all' dem eben Mitgetheilten wohl begreifen, wenn ich mich sehr sympathisch von der Ansicht METSCHNIKOFFS (Nr. 16, S. 21) berührt fühle, dass die im ganzen Thierreiche wandernden « Mesodermgebilde, » die ich als Abkömmlinge des Mesenchymkeimes und des Akroblasts betrachte, ihre nahrungsaufnehmende und verdauende Thätigkeit selbst dann dem Organismus angedeihen lassen, wenn es sich um Schutz gegen Bacterien handelt. Nach seinen Beobachtungen wandern nicht die Bacterien in die Mesodermzellen ein, sondern sowohl bewegliche als unbewegliche Bacterien werden von ihnen *aufgefressen*.

Basel, Ende Januar 1884.

VERZEICHNISS DER BENUTZTEN LITERATUR.

1. BALFOUR. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von B. Vetter. Jena 1880, S. 483.

2. HEIDENHAIN, K. Absonderungsvorgänge, Handbuch der Physiologie von L. Hermann, Bd. V, 1. Thl. Leipzig 1883.

3. GRABER, V. Ueber Amœboidepithelien. Zool. Anzeiger 1879. S. 277.

4. GRAFF, L. v. Note sur la position systématique du Vortex Lemanni du Plessis. Bull. Soc. vaud. Bd. XIV, S. 243.

5. GRAFF, L. v. Ueber die systematische Stellung des Vortex Lemanni du Plessis. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXV, Supplement.

6. GRAFF, L. v. Monographie der Turbellarien. I. Mit einem Atlas. Leipzig 1882. S. 95 *u. ff.*

7. HÆCKEL, E. Die Radiolarien, Berlin 1862, pag. 104.

8. O. u. R. HERTWIG. Die Cœlomtheorie. Mit 3 Tafeln. Jena 1881.

Digitized by Google

9. His, W. Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. I, 1876, S. 274.

10. His, W. Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1877, S. 112 und schon in dem Werke « Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

11. Janôsik, J. Beitrag zur Kenntniss des Keimwulstes bei Vögeln. Sitzungsb. der Wiener Akad. 1881, Bd. 84, Abth. 3, S. 511.

12. Kœlliker, A. Entwicklungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1879.

13. Lieberkuehn, N. Beiträge zur Anatomie der Spongien. Müllers Archiv, 1857.

14. Metschnikoff, El. Ueber die Verdauungsorgane der Süsswasserturbellarien. Zool. Anzeiger 1878, pag. 387.

14 *a*. Ueber die intracellulare Verdauung bei Cœlenteraten. Zool. Anzeiger 1880, S. 262.

15. Metschnikoff, El. Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. Biolog. Centralblatt, III. Bd. 1883. Nr. 18, S. 560.

16. Metschnikoff, El. Untersuchungen über intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. V, Heft 2.

17. Ogata, M. Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. Aus dem phys. Institut der Univ. Leipzig. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883, Phys. Abth., S. 405.

18. Parker, Jeffery. On the Histology of the Hydrafusca. Proceed. of the royal Soc. 1880, Vol. XXX, S. 4.

19. du Plessis, G. Turbellaires limicoles in *Forel*, F. A. et G. *du Plessis*, Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. 2me serie, Lausanne 1874. Bull. Soc. vaud. sc. nat. Tom. XIII.

20. du Plessis, G. Seconde note sur le Vortex Lemanni. Bull. Soc. vaud. Tom. XIV.

21. Rauber. Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.

22. Ray-Lankester. On the intracellular digestion and Entoderm of Limnocodium. Quart Journ. of micr. etc. 1881.

23. Reichenbach, H. Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses. Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. XXIX, 1877.

24. Schiefferdecker, P. Ueber die Verwendung des Celloidins in der

Digitized by Google

anat. Technik. Sep. Abdr. a. d. Arch. für Anat. u. Phys. Anatomische Abtheilung, 1882, S. 199.

25. Schneider. Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. 1880, p. 19.

26. Schulze, F. E. Ueber den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. p. 258.

27. Stöhr, Ph. Ueber das Epithel des menschlichen Magens. Aus den Verh. d. phys. med. Ges. zu Würzburg, N. F., XV. Bd. 1880.

28. Stöhr, Ph. Zur Kenntniss des feineren Baues der menschlichen Magenschleimhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX, 1882.

29. Thanhofer, L. v. Beiträge zur Fettresorption u. histologische Struktur der Dündarmzotten. Pflügers Arch. für d. ges. Phys. Bd. VII.

30. Virchow, H. Ueber das Epithel des Dottersackes. Diss. Berlin 1875.

31. Wiedersheim, K. Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Festschrift der 56. Vers. deutscher Naturforscher u. Aerzte. Freiburg i/Br. 1883, 8°. S. 49.

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LE

MODE DE FORMATION DES OMPHALOCÉPHALES

PAR

M. Stanislas WARYNSKI
Préparateur au laboratoire de physiologie de l'Université de Genève.

Avec les Planches XIV et XV.

Le premier fascicule du *Recueil zoologique suisse*[1], contient un travail fait en collaboration avec M. le prof. Hermann Fol, dans lequel nous avons exposé plusieurs faits relatifs au développement des omphalocéphales. Voulant confirmer notre manière de voir, j'ai entrepris, à l'instigation de M. le prof. Fol, une série de recherches sur la production artificielle de ces monstres. Qu'il me soit permis à cette occasion d'exprimer toute ma gratitude et ma reconnaissance à M. le prof. Fol, dont les précieuses directions m'ont été d'un grand secours et m'ont guidé dans mon travail.

[1] Voyez aussi *Revue médicale de la Suisse romande*, 1883, p. 395, où le même article a paru sous une forme plus abrégée.

Digitized by Google

Nous devions avant tout nous adresser à des embryons très jeunes, et dans les commencements il y eut des difficultés à vaincre. Un très jeune embryon de poulet, vu par la fenêtre relativement étroite que l'on a pratiquée dans la coquille et recouvert par une couche d'albumine dont nous nous gardions bien d'enlever même une partie, est toujours difficile à distinguer. Notre but n'était pas seulement de reconnaître la position de l'embryon, mais encore de le léser d'une manière bien déterminée, au risque de ne rien obtenir. Il n'est donc pas étonnant que nos premiers essais dans cette direction aient échoué, et qu'une expérience assez prolongée ait seule pu nous permettre d'arriver au résultat désiré. Une fois la lésion nécessaire pour la production des omphalocéphales bien déterminée, nous pouvions pas à pas poursuivre leur développement en les examinant à différentes époques. Notre méthode nous a donné la possibilité de laisser le développement de l'embryon s'effectuer dans des conditions qui ont exclu toutes les complications, habituellement si fréquentes dans la production de ces monstres, et qui, sans doute, ont beaucoup contribué à rendre leur examen très difficile. Nous trouvions, au contraire, l'embryon vivant, n'ayant aucunement souffert d'une insuffisance de nutrition et possédant une zone vasculaire encore intacte. Ainsi, nous pûmes éviter toutes les perturbations fâcheuses qui accompagnent, dans la plupart des cas, l'omphalocéphalie trouvée par accident ou produite artificiellement, telles que : vésicules hydropiques, déformation souvent considérable du corps de l'embryon, et enfin, sa mort précoce.

Nous nous sommes servis de la méthode déjà exposée, mais en la modifiant un peu, en ce sens que, au lieu du thermocautère, nous avons employé de préférence un instrument non chauffé, au moyen duquel nous produisions la lésion par une compression un peu prolongée.

Digitized by Google

Cette petite modification à notre manuel opératoire, tout en donnant les mêmes résultats, a permis de mieux localiser la lésion.

Comme la formation des omphalocéphales est très précoce, nous nous sommes adressés, dans nos expériences, aux embryons de 30 à 36 heures. A cet âge, on peut distinguer chez un embryon normal : une extrémité céphalique qui, sous forme d'une petite éminence, s'élève au-dessus du blastoderme ; le reste du corps, fortement élargi dans la partie lombaire, est uni à la tête par une partie plus étroite comprenant les provertèbres. Les blastèmes cardiaques, encore complètement séparés, se trouvent placés au-dessus et latéralement par rapport à l'éminence céphalique. En avant des replis céphaliques, apparaissent les premières traces de l'amnios. La lésion devant être localisée sur l'éminence céphalique, nous cherchâmes tout d'abord à distinguer la partie correspondante de l'embryon, puis au moyen d'un thermocautère ou d'une simple pression, nous produisîmes une lésion peu étendue. Cela fait, les embryons opérés furent soumis successivement à l'examen à 12 heures d'intervalle. Les résultats de nos recherches furent les suivants :

Chaque fois que, par une lésion bien localisée, nous touchions l'éminence céphalique, nous obtenions un omphalocéphale à cœur simple ; mais si la lésion était linéaire et se prolongeait au-dessus de la tête, il résultait un omphalocéphale à cœur double. Cette dernière complication est très fréquente chez les omphalocéphales trouvés accidentellement, vu que dans ce cas la compression est de plus longue durée et ne se localise pas seulement sur l'extrémité céphalique. Nous reviendrons à l'occasion sur cette complication en parlant de la production des monstres à cœur double, et nous allons commencer par la description des omphalocéphales proprement dits :

Digitized by Google

Si l'on examine un embryon 24 heures après la lésion, on voit que sa tête, enfoncée dans le jaune, fait un angle droit avec l'axe longitudinal du corps (Pl. XIV, fig. 1 *pr*). Elle n'est pas visible sur l'embryon examiné par sa face dorsale, car dans cette position, la tête se trouve recouverte par le cœur simple ou double (Pl. XIV, fig. 2 *o,v*). Le sommet de l'angle d'incurvation correspond dans la première phase du développement de cette monstruosité à la région des otocystes (Pl. XIV, fig. 2 *ot*). Plus le développement des omphalocéphales est avancé, plus l'angle que forme le corps avec la tête est aigu, jusqu'à ce que celle-ci devienne presque parallèle à l'axe longitudinal du corps. Ce mouvement de l'extrémité antérieure du corps, mouvement qui s'exécute dans le plan vertical, rapproche la tête de la gouttière ventrale de l'embryon, encore largement ouverte à cette époque. Dans la suite du développement, les mouvements que la tête exécute dans le sens vertical sont arrêtés par le corps de l'embryon. Les lames antérieures du feuillet vasculaire qui limitent la gouttière ventrale se rapprochent pour se réunir et former le commencement du tube digestif : le pharynx embryonnaire. Mais comme la tête est déjà placée dans la gouttière ventrale, les deux bords se réunissent au-devant de la tête, et celle-ci se trouve ainsi emprisonnée dans le pharynx : c'est ce qui explique l'aspect singulier que présentent les coupes microscopiques de cette région (Pl. XV, fig. 6, *ph, t*). Dareste, qui a découvert et qui le premier a rendu compte de la formation des omphalocéphales, a distingué deux formes différentes de cette monstruosité : l'une, de beaucoup la plus fréquente, est caractérisée par la position anormale de la tête ; celle-ci est placée dans la gouttière ventrale au-dessous du cœur ; l'autre forme, beaucoup plus rare, est celle où la tête se trouve engagée dans l'œsophage et ressort par l'ombilic.

Digitized by Google

La division que fait DARESTE ne nous paraît explicable que par la supposition que ce tératologiste distingué n'ait eu que très rarement l'occasion d'examiner les omphalocéphales dans un état de développement relativement avancé et que, par conséquent, les formes de passage aient échappé à son observation. Cet auteur avoue lui-même que la plupart des omphalocéphales qu'il examinait sont morts de très bonne heure; du reste, on peut se convaincre de la justesse de cette interprétation en inspectant la planche X de sa *Tératologie expérimentale*, dans laquelle tous les omphalocéphales représentés appartiennent à une phase précoce du développement. Nos expériences nous ont permis de considérer la première forme admise par DARESTE comme étant passagère et aboutissant toujours à la seconde forme toutes les fois qu'une mort précoce ou que d'autres complications ne viennent pas entraver le cours normal du développement des omphalocéphales.

L'on va voir du reste que notre assertion repose sur des raisons valables et concluantes : Le premier développement de l'omphalocéphalie consiste dans un déplacement de la tête qui s'enfonce dans le jaune et se rapproche de la gouttière ventrale; ce mouvement, dans nos expériences, fut consécutif à une pression exercée sur la partie correspondante. La tête, ainsi déplacée, empêche la réunion des deux lames antérieures du feuillet vasculaire. Dans la suite du développement, les courbures normales de l'embryon se produisent. A ce moment, la tête déjà courbée s'incline encore davantage par suite de l'impulsion que lui donne l'organisme entier, et se rapproche ainsi de la gouttière œsophagienne. Les lames vasculaires peuvent alors se réunir en avant de la tête et l'emprisonner de cette manière.

En effet, examinons un omphalocéphale de 4 à 5 jours: nous verrons qu'il est couché sur son flanc gauche et que

Digitized by Google

toutes les courbures normales, sauf celles de la tête, sont conservées (Pl. XIV, fig. 3). Par la face dorsale, la tête n'est pas visible, mais si l'on déchire la zone vasculaire du côté droit (Pl. XIV, fig. 3 *z v*), ou si l'on examine l'embryon par la face ventrale, on la voit sortir dans la région ombilicale. L'examen microscopique de ces êtres singuliers montre avec évidence certaines particularités très intéressantes : Nous avons dit que dans la première phase de développement des omphalocéphales, l'angle de flexion de la tête par rapport au corps se trouve au niveau des otocystes. Dans les phases plus avancées, et avec la formation des courbures normales du corps, il se fait aussi une exagération de la courbure de la tête, déjà invaginée, comme nous l'avons dit, dans la gouttière œsophagienne; le sommet de l'angle d'incurvation se déplace en arrière, de manière que les otocystes descendent aussi dans le pharynx (Pl. XV, fig. 5 *ph, t*), et en même temps, la tête descendant toujours plus bas arrive dans la région ombilicale. Le fait que la tête se rapproche brusquement de la gouttière ventrale au moment où se font les courbures du corps devient évident, si l'on examine les omphalocéphales aux différentes époques de leur développement.

Tel est l'aperçu général du mode de formation des omphalocéphales. Passons maintenant en revue les différentes parties du corps qui se sont modifiées pendant le cours du développement.

TÊTE

Il résulte de ce que nous avons exposé précédemment que dans la formation des omphalocéphales, c'est la tête qui subit la première modification, non seulement dans la position, mais encore dans son développement. Cet arrêt de développement de la tête est suivi de l'atrophie plus ou

Digitized by Google

moins complète des parties qui la constituent. Ainsi, dans une série de coupes microscopiques, nous avons pu constater que chez certains omphalocéphales il n'y avait pas de traces d'yeux, tandis que chez d'autres, ces organes étaient rudimentaires. Au contraire, chez des omphalocéphales plus jeunes, nous avons trouvé les yeux bien développés et placés normalement, il pourrait donc se faire que cette atrophie oculaire soit consécutive au passage de la tête dans le pharynx. Du reste, nous n'avons pas été assez heureux pour constater, comme DARESTE, la cyclopie combinée à cette monstruosité. Les vésicules auditives se sont présentées dans tous les cas que nous avons examinés, seulement elles étaient souvent rudimentaires (Pl. XV, fig. 5 *t*). La tête, en général, est modifiée, déformée et atrophiée. Dans certains cas rares, elle est tellement petite qu'il y a une difficulté réelle à s'assurer de sa présence. Comprimée dans la partie invaginée dans le pharynx, elle s'élargit de nouveau dans la région ombilicale et prend une forme sphérique. Toutes les parties constituant les vésicules céphaliques étaient reconnaissables au microscope (Pl. XV, fig. 6, 7, 8 *t*).

CŒUR

Le cœur, chez les omphalocéphales, peut être simple ou double (Pl. XIV, fig. 1, 3, *o*, *v*). Dans nos expériences, nous pouvions éviter ce dédoublement cardiaque au moyen d'une lésion localisée uniquement sur l'éminence céphalique. La position du cœur est variable, mais toujours il est placé à la partie la plus antérieure de l'embryon au-dessus de la tête (Pl. XIV, fig. 1, 2, 3, *o*, *v*). Ordinairement volumineux, il s'est présenté chez nos monstres avec le ventricule placé soit en bas, soit en haut; la première position était la plus fréquente, contrairement à ce qui se passe normalement.

Digitized by Google

Distribution des vaisseaux. — Le déplacement considérable du cœur chez les omphalocéphales rend intéressante l'étude de la distribution vasculaire chez ces monstres.

C'est chez un omphalocéphale de 4 à 5 jours que nous avons pu étudier cette disposition : l'embryon entier, rendu transparent par l'essence de girofle, fut examiné d'abord avec un grossissement faible, qui nous permit de nous rendre compte de la position générale des gros troncs vasculaires. Une série de coupes microscopiques de ce même embryon nous a permis de compléter l'étude de la disposition intérieure des vaisseaux. La chose se présentait de la manière suivante :

Du ventricule (Pl. XIV, fig. 4 *v*), placé en bas, partait un tronc très court, représentant l'aorte ascendante, laquelle se divisait immédiatement en deux arcs aortiques. Ces deux arcs, en embrassant la partie invaginée de la tête, se dirigeaient en haut et en arrière et se réunissaient de nouveau pour former l'aorte descendante (Pl. XIV, fig. 4 *a*). De cette aorte, dans la région ombilicale, prenaient naissance deux gros troncs artériels : l'artère omphalomésentérique gauche et l'artère omphalomésentérique droite (Pl. XIV, fig. 4 *amg, amd*), qui s'irradiaient dans la zone vasculaire, tandis que l'aorte se terminait par deux troncs qui plus tard serviront à former les artères allantoïdienne et iliaque (Pl. XIV, fig. 4 *J*). Les ramifications des veines omphalomésarrhaïques de gauche et de droite qui accompagnent les ramifications des artères correspondantes (Pl. XIV, fig. 4 *vmg vmd*), se réunissent en deux troncs volumineux (Pl. XIV, fig. 4 *vmg vmd*), qui longent des deux côtés, dans la région ombilicale, la partie libre de la tête, et se réunissent au-devant d'elle pour former le sinus veineux. A ce sinus vient s'ajouter un tronc veineux allongé : le « canal de Cuvier » (Pl. XIV, fig. 4 *cc*) qui arrive des veines cardinales placées comme

Digitized by Google

dans le cas normal aux deux côtés de l'aorte descendante (Pl. XV, fig. 4 *vc*). Les trois veines réunies forment un long tronc commun qui se déverse dans l'oreillette en la contournant par en haut (Pl. XIV, fig. 4 *av*).

Il est facile de se rendre compte de la disposition des vaisseaux chez les omphalocéphales, si l'on suppose que chez un embryon normal on déplace la tête en la faisant passer entre les arcs aortiques, de manière à lui laisser prendre la place du cœur, et qu'en même temps on renverse celui-ci de façon à placer l'oreillette en haut.

ZONE VASCULAIRE

Dareste a constaté, dans la plupart des cas d'omphalocéphalie qu'il a observés, des complications qui ont mis en danger l'existence de ces monstres. Les arrêts de développement des flots vasculaires étaient si fréquents qu'il se demanda même si la mort précoce de ses monstres ne pouvait pas être attribuée à cette circonstance. Dans nos expériences, nous avons évité cette complication en produisant une lésion de peu d'étendue et en tournant l'œuf toutes les 24 heures pendant la durée de l'incubation, afin d'empêcher l'accolement et la compression de l'embryon contre la membrane de la coquille.

C'est pourquoi, dans tous les cas observés, nous avons trouvé la zone vasculaire en parfait état, et c'est peut-être aussi la cause pour laquelle nous avons trouvé nos embryons vivants, à un âge plus avancé.

AMNIOS

Chez les embryons normaux que nous avons opérés dans le but de produire l'omphalocéphalie apparaissent,

Digitized by Google

comme nous l'avons vu, les premières ébauches de l'amnios. La lésion n'entrave en aucune façon le développement de cette membrane. Elle s'est présentée à nous bien développée, seulement la tête étant déplacée et sa place étant occupée par le cœur, l'amnios se comportait par rapport à ce dernier comme il le fait normalement pour la tête (Pl. XIV, fig. 3). Quant au rapport avec les autres parties du corps, il n'y avait rien d'anormal. Nous renvoyons le lecteur qui voudrait se rendre compte de l'influence supposée de cette membrane sur la formation de l'omphalocéphalie à ce qui a été dit à ce sujet dans le premier fascicule du *Recueil zoologique suisse*.

Il résulte donc de nos expériences que le mode de formation de l'omphalocéphalie doit être attribué à une pression exercée sur l'éminence céphalique, pression qui, dans les cas habituels, s'effectue par la coquille de l'œuf. Si cette pression est limitée sur la tête, on aura un omphalocéphale à cœur simple, mais si elle se prolonge au-dessus de la tête, la duplicité du cœur s'ajoutera à l'omphalocéphalie. Les déformations du corps de l'embryon, de même que les arrêts de développement des îlots sanguins doivent être attribués à une compression très étendue et prolongée de ces parties contre la coquille. Dans la déformation du corps des omphalocéphales, nous avons encore à ranger la réunion très précoce des lames antérieures du feuillet vasculaire qui empêchent la tête de pénétrer dans la gouttière pharyngienne. Dareste a représenté un cas semblable mais chez lequel, outre la déformation du corps, se trouvait un arrêt du développement des îlots vasculaires : « Le cœur, comme dit Dareste, battait sur un sang incolore. » Dans nos expériences, qui n'étaient pas accompagnées de pareilles complications, nous n'avons pas pu constater la réunion de ces lames avant que la tête se fût engagée dans la gouttière pharyngienne; nous pensons donc que les

Digitized by Google

observations rapportées par le savant tératologiste ne suffisent pas à prouver la distinction entre les deux formes d'omphalocéphalie qu'il admet. Le résultat de nos expériences nous permet aussi de nier complètement toute influence de l'amnios sur la formation de l'omphalocéphalie.

Ces recherches ont été faites dans le Laboratoire d'embryologie de l'Université de Genève.

Digitized by Google

Digitized by Google

OBSERVATIONS SUR LES LIMITES

QUE LA NATURE IMPOSE A LA MULTIPLICATION

DU

KERMÈS COCCINÉ

PAR

le Dr C. KELLER
A Zurich [1].

Voici quelque temps que le puceron du pin se montre en abondance dans les environs de Zurich, détruisant de nombreuses pousses du sapin épicéa. Ailleurs aussi le même fait se présente; en Autriche tout au moins, on se plaint des dégâts occasionnés par ces animaux.

Dans les plantations de notre pays, l'on rencontre, pour ainsi dire sur chaque pied d'épicéa, un grand nombre de galles fraîches et anciennes.

La vie et les mœurs du puceron à galles de l'écorce du sapin rouge est suffisamment connue, dans ses traits principaux. L'on sait que la mère pond ses œufs au printemps, sur les bourgeons, encore fermés, des branches latérales. Les larves écloses se répandent sur le bourgeon

[1] Traduit de la *Schweizerische Forstzeitung*.

Digitized by Google

au moment où il s'épanouit, percent les aiguilles à leur base et produisent une hypertrophie de cette région ainsi que de l'axe du bourgeon. Le rameau infecté prend la forme d'une pomme de pin.

Jusqu'au moment de leur métamorphose, les larves sont logées dans des chambres, creusées dans la base élargie des aiguilles. L'insecte ailé, et prêt à se reproduire, n'a pas de peine à trouver une issue, car sa petite loge s'ouvre comme une boîte, peu de temps avant la métamorphose.

Je dois faire de suite observer que je ne puis pas conserver le nom collectif que Linné a proposé pour les kermès à galles de l'épicéa et qui est encore usité de nos jours.

Des raisons tirées de l'histoire du développement m'obligent à me rallier à une opinion de Ratzeburg qui n'a pas encore pu se faire généralement accepter, et qui consiste à partager le *Chermes abietis* (Linné) en deux espèces distinctes : le *Chermes viridis* et *C. coccineus*.

La plus petite de ces deux espèces, le puceron rouge du pin (*Chermes coccineus*) se développe avec une rapidité remarquable, et donne naissance à deux générations de femelles ailées, dans le courant d'un même été.

L'essaim qui éclôt au début de l'été (au commencement de juin), vit dans des galles de la grosseur de noisettes, la seconde génération (qui d'après mes observations ne quitte ses cellules qu'au commencement d'août), n'habite dans la règle que de petites galles un peu plus grosses que des petits pois. Ratzeburg a déjà très bien fait ressortir cette différence [1].

[1] Je ferai observer qu'on est encore loin de se trouver d'accord sur l'existence d'une seconde génération chez le *Chermes coccineus*. R. Leuckart, dont l'opinion sur ces questions mérite une considération toute particulière, ne la représente que comme une simple supposi-

Digitized by Google

La grande espèce, le puceron vert du pin (*Chermes viridis*) ne produit qu'une seule génération dans le courant d'un été. Son développement est plus lent que celui de l'espèce précédente ; les galles sont trois fois plus grosses que celles du *Chermes coccineus*, mais ne renferment qu'un petit nombre de loges. L'essaim ne prend son essor qu'en automne.

L'on rencontre en juin, côte à côte, sur un grand nombre d'épicéas, des galles jeunes et vieilles de l'une et et de l'autre espèce.

Entre le 5 et le 12 juin, j'ai généralement vu s'ouvrir les galles du *Chermes coccineus*; il y a toutefois des retardataires.

A cette époque, on voit les nymphes, poudrées de blanc, se traîner sur les galles et les aiguilles.

Les galles du *Chermes viridis* sont encore d'un vert brillant au commencement de l'été, les larves encore peu avancées dans leur développement et les loges complètement fermées. Elles ne s'ouvrent pas avant le milieu d'août. Une telle diversité dans les phénomènes du développement, sous les mêmes influences physiques et dans les mêmes conditions extérieures, nécessite, d'après toutes les règles admises en zoologie, une séparation en deux bonnes espèces.

Quant à l'importance économique des deux espèces,

tion. Je crois que mes nombreuses observations m'autorisent à en maintenir la réalité. Cet été, j'ai vainement cherché des galles encore intactes du *Chermes coccineus*, pendant la seconde moitié de juin ; mais en juillet, je les ai vu naître sur des pousses retardées, et j'espère bientôt pouvoir démontrer que la seconde génération se reproduit par la voie sexuelle et non par parthénogénèse.

Lorsqu'il aura pris connaissance des observations décrites dans les pages suivantes, le lecteur s'expliquera aisément les motifs pour lesquels cette seconde génération s'observe plus rarement ou peut parfois manquer complètement.

Digitized by Google

nos forestiers m'ont assuré avec unanimité que le kermès vert cause sans comparaison plus de dégâts que le kermès cocciné, et ils sont portés à ne reconnaître qu'une importance relativement minime à cette dernière espèce.

Cette conclusion m'a surpris, car les raisons zoologiques indiqueraient plutôt le contraire. J'ai acquis la conviction que le kermès cocciné attaque les sapins avec acharnement et qu'il en serait un parasite des plus dangereux, si la nature elle-même ne s'était chargée d'opposer une digue à la reproduction exagérée de cette espèce.

La multiplication est beaucoup plus rapide chez le kermès cocciné que chez l'autre espèce.

D'abord il y a deux générations par année au lieu d'une seule.

Les galles qui mûrissent au commencement de l'été contiennent chacune 40-50 loges, et chaque loge, 10 à 12 larves, mais souvent aussi jusqu'à 15 et davantage. Il n'en sort que des femelles, et Ratzeburg avait tort lorsqu'il crut y reconnaître la présence de mâles. L'on n'a pas encore réussi jusqu'à présent à faire cette trouvaille que l'avenir devra pourtant nous accorder d'une manière ou de l'autre. Si l'on compte encore que les femelles, cachées dans des recoins obscurs jusqu'à la fin de la période de reproduction, et que les larves sont en parfaite sécurité dans leurs loges jusqu'à leur entier développement, on devra reconnaître que tout semble conspirer pour amener une propagation rapide.

Les motifs théoriques font présumer que cette espèce occasionne de grands dégâts dans les plantations d'épicéas.

Mais de fait, l'espèce ne se propage que lentement et le kermès vert, malgré sa reproduction plus lente, est plus nuisible sans comparaison.

Il faut donc qu'il y ait un facteur quelconque qui éclaircisse avec efficacité les rangs du kermès cocciné.

Digitized by Google

Jusqu'à présent notre puceron semblerait n'avoir que peu d'ennemis; on ne lui en connaît que deux, les ichneumons, d'une part, et d'un autre côté une petite chenille de Phalène (*Eupithecia strobilata*), qui vit dans les cônes succulents et enlève aux larves des kermès une partie de leur nourriture. Je tiens ces deux ennemis pour peu redoutables.

Les observations que j'ai faites au dehors et dans le laboratoire m'ont enfin fourni la solution cherchée.

Dès l'abord, je fus frappé du fait que de nombreux faucheux se donnaient rendez-vous sur les épicéas attaqués par les kermès coccinés, pendant l'essaimage des femelles, tandis qu'on n'en trouve pas un exemplaire sur les sapins blancs.

On sait que les phalangides ou faucheux ne tendent pas de filets, comme le font leurs congénères les araignées, et qu'ils font une chasse nocturne aux petits insectes, acariens et autres.

Tous ces arachnoïdiens aux longues jambes qui se rencontrent sur les épicéas appartiennent à une seule espèce, le *Phalangium parietinum*; leur présence fit naître en moi l'idée qu'ils pourraient bien capturer les femelles indolentes des kermès [1].

Malheureusement leur agilité extrême et leur aversion pour la lumière déjouent toute tentative faite pour observer directement leurs mœurs à l'état de liberté. J'ai donc entrepris une série d'essais au laboratoire zoologi-

[1] Pour être complet, je dois encore mentionner ici, que j'ai capturé, mais une seule fois, sur un épicéa, une espèce très voisine, mais un peu plus grande, le *Phalangium cornutum*. J'ai vu aussi, à plusieurs reprises, la larve de la coccinelle (*Coccinella septempunctata*) se promener dans le voisinage des galles. Il est évident que ces larves poursuivent aussi les kermès femelles au moment de leur éclosion.

Digitized by Google

que, et je commençai par l'examen comparatif du contenu de l'intestin des faucheux récoltés sur les épicéas et du corps des femelles de kermès.

L'examen microscopique ne me fit découvrir dans l'estomac des phalangiens qu'un petit nombre de fragments chitineux, mais par contre cet organe se trouva rempli de masses qu'on ne pouvait guère rapprocher que des œufs de kermès.

J'enfermai donc dans un cristallisoir, le 11 juin, deux exemplaires de *Phalangium* avec 12 femelles ailées, récemment écloses, du kermès et les abandonnai à eux-mêmes; le 13 juin, je plaçai le même nombre d'animaux dans un autre cristallisoir.

Dans le premier essai, je ne remarquai rien de particulier, tant que le jour dura. Les kermès grimpaient même impunément sur le corps et les longues jambes des faucheux. Dans l'essai du 13 juin, les animaux n'étaient pas ensemble depuis une minute, que déjà un faucheux avait saisi un kermès avec ses pinces-mâchoires et lui avait arraché l'abdomen. Bientôt après, la tête et le thorax de la femelle de kermès avec les ailes tombaient au fond du verre. Ces parties étaient évidemment recouvertes d'une chitine trop dure pour être mangeables.

Le lendemain de chacune de ces expériences, les douze femelles de kermès étaient encore dans les verres, mais elles en jonchaient le fond. Les unes étaient immobiles, les autres à moitié mortes.

La plupart avaient encore leur abdomen, mais singulièrement réduit et apparemment froissé, écrasé.

Je pensai qu'elles pouvaient avoir effectué leur ponte, mais il n'en était rien.

Les œufs n'auraient pu m'échapper; ils ne se trouvaient nulle part.

A l'autopsie des faucheux, il se trouva que leur estomac était rempli des restes de grosses masses d'œufs.

Digitized by Google

Pour assister à l'attaque, je laissai jeûner un exemplaire de phalangium et le plaçai le 16 juin dans un vase avec douze femelles de kermès ; il m'était facile d'approcher de tous côtés avec la loupe pour voir ce qui allait se passer. L'attaque fut subite, et je pus suivre très exactement, avec le verre grossissant, la manière élégante dont le phalangium s'acquittait de ses fonctions. L'une des pinces-mâchoires vint saisir le kermès et le retenir, tandis que l'autre pince, agissant à la façon d'une main, se mit à presser l'abdomen et à en exprimer les masses d'œufs qui tombaient directement dans la bouche du rapace.

Les palpes maxillaires ne restaient pas inactifs : doués de mouvements très rapides, ils râclaient les masses d'œufs à mesure qu'elles sortaient et les fourraient dans la bouche.

Le 17 juin de la présente année, j'ai fait encore quelques essais, pour voir combien de femelles ailées pouvaient ainsi devenir la proie d'un seul faucheux, dans l'espace de 24 heures.

Je gardai, dans un verre, une galle d'où venaient de sortir environ 100 femelles ailées et autant de nymphes non encore métamorphosées du *Chermes coccineus*. J'ajoutai un exemplaire vigoureux et i tact de *Phalangium parietinum*.

Tant que dura le jour, je ne pus assister que trois fois à son attaque. Mais le lendemain matin, le tiers des kermès, au nombre de 30 à 35, jonchaient le fond du verre, les unes mortes, les autres bougeant encore. Une sur cinq était privée de son abdomen ; les autres avaient cette partie du corps écrasée et très réduite. Il n'y avait nulle part d'œufs pondus. Les nymphes étaient intactes.

L'expérience ne pouvait être plus frappante ni plus

Digitized by Google

démonstrative. Tout observateur soigneux peut facilement la répéter.

Dans la nature, les choses se passent à peu près de la manière suivante :

Au commencement de juin, dès que les galles se mettent à s'ouvrir, et que la métamorphose des kermès commence, les faucheux (*Phalangium parietinum*) se rassemblent en grand nombre et se tiennent cachés dans les parties sombres du feuillage de l'épicéa.

Ils font la chasse aux paresseuses femelles des kermès, avant qu'elles aient eu le temps d'effectuer leur ponte, leur arrachent l'abdomen ou en expriment les œufs, dont ils sont si friands, pour s'en nourrir. Les parties chitineuses sont rejetées comme immangeables.

C'est ainsi que la première génération, si nombreuse, du kermès est arrêtée dans sa reproduction, et que les nouvelles pousses de sapin sont épargnées. Bien peu de femelles échappent à leurs persécuteurs et réussissent à effectuer leur ponte.

Quand les faucheux ont accompli leur besogne, ils quittent le théâtre de leurs utiles exploits, pour aller ailleurs à la poursuite d'autres insectes.

Mais nous ne sommes pas encore au bout de toutes les questions que comporte l'histoire de ces rapports éthologiques. Un anneau encore inconnu vient s'intercaler dans cet enchaînement. La voracité des faucheux ne peut manquer de nous frapper. Si un seul exemplaire tue plus de 30 kermès en 24 heures et avale plus de 400 œufs, un pareil repas est hors de toute proportion avec la force dépensée ; il y a excès de nutrition.

Cette question ne tarda pas non plus à trouver sa solution.

Le faucheux héberge souvent un grand nombre de parasites. Il porte dans son estomac de grosses gréga-

Digitized by Google

rines qui sont munies à leur extrémité antérieure d'un disque de fixation porté au bout d'un pédoncule, et à l'aide duquel elles se fixent aux parois de l'estomac et de l'intestin. Les jeunes exemplaires présentent un gros nucléus, dans la partie postérieure de la cellule unique qui les constitue.

Ce parasite est une des grosses espèces de grégarines; il atteint une longueur de 3/4 de millimètre et ressemble, à l'œil nu, à l'œuf d'une mouche à viande. J'ai compté jusqu'à 70 de ces parasites dans l'estomac d'un seul faucheux. Faut-il s'étonner après cela de leur voracité ?

Pour terminer je voudrais encore insister sur un phénomène qui trouve son explication toute naturelle dans ces résultats de mes observations.

Ceux de mes collègues qui ont l'occasion de réunir, au profit de la science forestière, un nombre plus grand d'observations pratiques que nous autres zoologistes ne pourrions le faire, se trouvent tous d'accord pour m'informer que le kermès s'attaque de préférence à de petits bouquets isolés d'épicéas. Dans les forêts compactes, l'insecte hante surtout les arbres des bords qui sont exposés à la grande lumière, ainsi que l'entourage des clairières, mais il est rare dans l'intérieur d'un bois serré.

Ce fait d'expérience s'accorde à merveille avec mes résultats et se trouve en relation étroite avec les mœurs des phalangiens. Ces animaux craignent en effet la lumière et la fuient.

Dans l'obscurité des bois ils se sentent à l'aise et ils y exterminent, aussi complètement que faire se peut, tous les kermès qui s'égarent dans leur territoire. Pour les arbres situés au bord des bois et des clairières, ou croissant isolément, la clarté trop vive gêne les faucheux dans leur chasse. C'est aussi dans ces endroits que le nombre des kermès qui réussissent à déposer leurs œufs est plus

Digitized by Google

considérable, et que les arbres sont le plus fortement infestés.

Je crois avoir introduit un être tout à fait négligé et lui avoir assuré une place parmi les protecteurs de la forêt; j'estime pouvoir le ranger parmi les espèces qui ont de l'importance au point de vue de la conservation de nos bois. Il faudrait se garder de mépriser l'influence des phalangiens parce qu'ils ne dévorent pas les nouvelles générations ; en dévorant les masses d'œufs des kermès avant que ceux-ci aient encore quitté le sein maternel, ils attaquent le mal par la racine et détruisent ces parasites d'une manière radicale et efficace.

Digitized by Google

NOTE

SUR LA

SENSIBILITÉ DES CORDONS ANTÉRIEURS

DE LA

MOELLE EPINIÈRE CHEZ LES VERTÉBRES INFÉRIEURS

PAR

MAURICE SCHIFF [1]

Les cordons antérieurs des mammifères qui, comme les mêmes organes chez les grenouilles, ne transmettent que des impulsions motrices, *possèdent* un degré assez prononcé de sensibilité. C'est ce qui résulte des expériences de *Magendie* et, depuis longtemps, nous avons pu confirmer ce fait pour les cordons antérieurs des chiens entourés de leur pie-mère et d'une partie de l'arachnoïde. Cette observation ne réussit pas toujours, car l'effet manque toutes les fois que l'animal est trop épuisé par le froid, par une hémorragie ou se trouve encore trop endormi par l'influence de la profonde anesthésie dans laquelle il a été

[1] Communiqué à la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, dans la séance du 20 décembre 1883. — Voy. au Compte rendu des séances, *Archives des sciences*, t. XI, p. 97.

Digitized by Google

plongé pendant la préparation, qui demande l'ablation de 4 à 5 arcs vertébraux.

Chez les mammifères cette sensibilité est due aux fibres qui viennent des racines postérieures et qui, hors de la moelle, s'accolent aux racines antérieures, si ces dernières sont coupées, le cordon antérieur devient insensible. Il était donc à supposer que chez les grenouilles, chez lesquelles les racines antérieures sont insensibles, le *cordon antérieur* serait privé de toute sensibilité, mais l'expérience a montré le contraire.

Lorsque après avoir détruit le cerveau d'une grenouille, pour anéantir la sensibilité consciente et le mouvement volontaire, on découvre la moitié caudale de la moelle en coupant tous les nerfs qui en sortent et qui vont en grande partie aux extrémités postérieures, et qu'on attend un peu pour permettre aux fonctions réflexes de la moelle de reprendre leur vigueur, on peut voir, sur des grenouilles très excitables, que toutes les irritations électriques faibles et *bien isolées* qu'on fait agir sur la partie caudale des cordons antérieurs produisent des mouvements réflexes dans les extrémités *antérieures*. Ces mouvements peuvent même se montrer dans le bulbe oculaire, si la moelle allongée n'a pas souffert pendant la préparation. Il y a donc là une transmission *centripète*.

Chez les mammifères, il a été bien établi que les racines antérieures, dont la fonction est la transmission du mouvement, possèdent cependant aussi une certaine sensibilité qui leur est communiquée par les racines postérieures. Cette sensibilité des racines antérieures n'a en revanche jamais pu être retrouvée chez les grenouilles et nous admettons depuis 40 ans qu'il y a là une différence fondamentale entre les grenouilles et les vertébrés supérieurs. Mais d'autre part on a reconnu à diverses reprises que la sensibilité des grenouilles, toujours très vive à la périphérie

Digitized by Google

du corps, est souvent faible ou dissimulée dans les organes intérieurs et même dans les troncs nerveux, subit en tout cas des variations considérables suivant les saisons ou les circonstances dans lesquelles on les étudie, l'éthérisation plus ou moins complète qu'elles ont subie, etc... Ainsi il peut arriver qu'il faille attendre 2 jours pour que la sensibilité de grenouilles éthérisées revienne complètement. Ces faits étant reconnus, nous entreprîmes de rechercher de nouveau si cette différence fondamentale, c'est-à-dire l'insensibilité des racines antérieures des grenouilles, existe réellement. Les expériences exécutées en été, en juin et juillet de l'année courante n'ont rien donné ; dans cette saison, la sensibilité des grenouilles est trop affaiblie. En mai et en dernier lieu en novembre et décembre, nous avons opéré sur des grenouilles d'une sensibilité exquise et même dans les meilleures conditions; il n'a pas eu des indices clairs et positifs d'une sensibilité des racines antérieures, séparées de la moelle mais encore en relation avec les racines postérieures. Nous avons confirmé le même résultat en nous servant d'une irritation unipolaire d'induction, qui permet d'isoler d'une manière presque absolue l'effet de l'irritation électrique.

Mais en nous servant de la même méthode pour étudier la sensibilité des cordons antérieurs, nous avons été frappés par un phénomène inattendu.

Des expériences de contrôle ont été faites qui prouvent qu'il ne s'agit pas dans ce cas de fibres qui transmettent directement une influence motrice de la partie postérieure du corps vers l'antérieure ou de fibres sensitives qui courent parallèlement à l'axe de la moelle dans les cordons antérieurs vers la moelle allongée[1]. Il faut admettre l'exis-

[1] Quand on coupe transversalement la moelle en laissant seulement une série formée des cordons antérieurs, tout le train postérieur

Digitized by Google

tence de fibres sensibles, qui *indépendamment des racines* se rendent de l'intérieur de la moelle vers les cordons antérieurs, pour les douer de sensibilité. Il y a là de vrais nerfs *intracentraux*, qui n'existent pas chez les mammifères, et dont l'existence constitue un principe inconnu jusque-là dans la physiologie du système nerveux. Si la nature cherche dans les différents types des vertébrés par des moyens variés selon les types à pourvoir de sensibilité les conducteurs centraux du mouvement, cette sensibilité paraît être d'une certaine importance pour leurs fonctions. L'anesthésie de ces conducteurs, si elle naît par une cause pathologique, devrait donc altérer ses fonctions. Nous touchons là une question qu'on pourrait chercher à résoudre par la spéculation, mais qui paraît être inaccessible à la science positive.

Les cordons latéraux de la moelle des grenouilles n'ont pas encore montré des traces de sensibilité.

de la grenouille a perdu la sensibilité, mais des mouvements volontaires très énergiques sont encore possibles. C'est une proposition de van Deen que j'ai assez souvent confirmée.

Quand on coupe par deux sections transversales le cordon antérieur au niveau de la 4me et entre la 5me et la 6me vertèbre la portion intermédiaire de ce cordon reste sensible.

Digitized by Google

REMARQUES SUPPLÉMENTAIRES

A MON MÉMOIRE

SUR

L'ORIGINE DE L'OVULE CHEZ LES TUNICIERS

PAR

HERMANN FOL

Dans un mémoire publié dans le 1er fascicule de ce Recueil, p. 91 et suivantes, le lecteur attentif aura peut-être remarqué certaines critiques des jugements que M. le professeur A. Sabatier a porté sur mes travaux antérieurs, jugements qui reposaient sur une méprise évidente.

Pour prévenir toute fausse interprétation des passages que je vise, je tiens à déclarer de suite que si le désaccord qui règne à cet égard entre la première et la seconde partie du mémoire de M. Sabatier me paraissait inexplicable, je n'ai pourtant jamais douté de la parfaite loyauté de mon savant collègue et en ceci j'ai eu pleinement raison. En effet ces contradictions apparentes se sont expliquées pour moi d'une manière aussi simple que naturelle, grâce à une lettre que le naturaliste éminent de Montpellier m'a fait l'honneur de m'adresser en réponse à l'envoi de mon article.

Il résulte de cette lettre que le mémoire de M. Sabatier

Digitized by Google

était déjà en partie *imprimé* lorsque cet auteur apprit l'existence de mes travaux plus anciens et cela indirectement, par une note de M. Roule. N'ayant pas mon mémoire en mains, il fut induit en erreur quant à son contenu et à ses conclusions par deux notes de M. Giard, l'une écrite à la plume, l'autre publiée dans le compte rendu du congrès de l'Association française de Montpellier en 1879. L'une et l'autre m'attribuaient des opinions complètement différentes de celles que j'ai soutenues. M. Sabatier crut remplir un devoir en tenant compte, sur les épreuves qu'il avait encore en mains, de ce qu'il croyait être le véritable résumé de mes résultats.

S'il peut paraître singulier que M. Giard, qui a souvent collaboré au *Journal de Micrographie*, ait pu se méprendre à tel point sur le sens parfaitement clair d'un texte qu'il doit avoir eu sous les yeux, en revanche la responsabilité de M. Sabatier me paraît entièrement dégagée.

On comprendra d'autre part que je ne pouvais laisser s'accréditer la légende d'une erreur que je n'ai pas commise, ni lui permettre de se substituer à une découverte dont la justesse et la portée ressortent avec toujours plus d'évidence à mesure que les travaux se succèdent.

Digitized by Google

REMARQUES

SUR

L'INNERVATION DES CŒURS LYMPHATIQUES

DES

BATRACIENS ANOURES

PAR

MAURICE SCHIFF

La connaissance des cœurs lymphatiques est d'un grand intérêt pour la zoologie, l'embryologie et la physiologie. Pour résumer son importance physiologique, je dirai que l'idée que nous nous faisons de l'innervation de ces cœurs, contrôlée par les faits de l'observation, est une pierre de touche des plus sensibles, de la validité de nos vues générales sur la physiologie du système nerveux.

Dans ces derniers temps ces cœurs ont été l'objet d'un travail très soigné de la part de RANVIER (Leçons d'anatomie générale, Paris, 1880, p. 223-335). L'auteur a fait précéder ses recherches d'un résumé historique de nos connaissances sur la physiologie de ces organes qui me paraît être l'exposition la plus complète qui ait été publiée jusqu'à ce jour[1]. Cependant ni la partie histori-

[1] PRISTLEY a déjà donné en 1878 dans le premier volume du *Journal of Physiology* un résumé historique un peu moins complet mais sous plusieurs rapports plus exact que celui de RANVIER.

Digitized by Google

que ni la partie expérimentale de cette excellente monographie ne me paraissent épuiser le sujet. Je tâcherai donc de donner dans les paragraphes suivants quelques additions au travail de RANVIER. Dans ces additions, je ne chercherai pas à donner une bibliographie complète des cœurs lymphatiques des anoures, mais je ne parlerai que des mémoires qui ont une certaine importance pour notre connaissance de l'innervation.

Je renverrai le lecteur à l'ouvrage de RANVIER pour le titre de tous les mémoires dont ce savant a tenu compte, soit dans sa partie historique soit dans le texte de ses recherches.

Qui a découvert les cœurs lymphatiques ?

Une longue discussion très animée s'est élevée sur cette question entre les savants de différente nationalité, lorsque en 1833 deux anatomistes très distingués ont annoncé la découverte de quatre cœurs lymphatiques chez les grenouilles.

J. MULLER de Berlin avait déjà indiqué en 1832 (Ranv. p. 223) les cœurs lymphatiques postérieurs et dans un autre mémoire lu à la Société royale de Londres, le 14 février 1833 (On the existence of four distinct hearts, having regular pulsations connected with the lymphatic system, *Philos. Transact.*, 1833, Pl. I, p. 89) il décrit les cœurs antérieurs. C'est donc à tort que RANVIER suppose que MULLER ne les ait pas connus avant les publications de PANIZZA.

Quelques mois plus tard parut le grand ouvrage de PANIZZA (Ranv. p. 223) dans lequel l'auteur décrit et figure les quatre cœurs comme une nouvelle découverte. Il a décrit encore des organes analogues dans les autres divisions des reptiles et des amphibiens à l'exception des tortues chez lesquelles MULLER les a trouvés en 1840.

Digitized by Google

Mais bien des considérations paraissent parler en faveur de l'indépendance de la découverte de Panizza (Comp. VERGA, *Sulla vita e sugli scritti di Bartolomeo Panizza.* Milano 1869, surtout p. 25 et p. 48), parmi lesquelles je rappellerai que PANIZZA avait déjà signalé en 1830 des vésicules analogues chez les oiseaux dont l'analogie avec les cœurs lymphatiques avait éténiée par J. MULLER (Ranv. p. 225). Les recherches de STANNIUS (Ranv. p. 226) rétablissent cette analogie et les nouvelles recherches de BUDGE fils (*Arch. für Anatomie und Physiologie,* 1882, p. 350) établissent nettement, comme l'avait déjà indiqué PANIZZA (1833), qu'ils peuvent se montrer animés d'un mouvement rythmique, au moins chez les embryons des oiseaux.

Les vives discussions sur la priorité de la découverte des cœurs lymphatiques des batraciens se seraient probablement beaucoup moins prolongées, si les amis et les élèves de PANIZZA n'avaient pas été aigris par la manière dont le célèbre RUSCONI s'y était mêlé depuis 1840. Mais, comme le dit à cette occassion le docteur SERAFINO BIFFI, « sembra una fatalità, che il sistema linfatico abbia in « ogni tempo suscitato le più violente discussioni » (Biffi, *Sulla vita scientifica di Mauro Rusconi,* Milano, 1853, p. 118).

Et cependant ces discussions dont nous venons de parler et dont les traces n'ont pas encore disparu des livres modernes, surtout des traités français et italiens, reposent sur une erreur, sur un oubli. Ni MULLER, ni PANIZZA n'ont décrit pour la première fois les cœurs lymphatiques des batraciens, qui étaient déjà connus et décrits à Florence vers la fin du siècle passé. PIERCE SMITH d'Édimbourg, qui avait déjà publié dans sa patrie une petite série de recherches sur l'absorption interstitielle de substances organiques introduites dans le corps animal et

Digitized by Google

sur l'œil des oiseaux, vint à Florence vers le commencement de l'année 1796, pour s'occuper d'anatomie micrographique dans le laboratoire de FONTANA. Il y a publié une brochure en italien (*Esperimenti ed osservazioni sopra une materia..... che possede la qualità dissolvente del fluido gastrico*, Firenze, 1796. Stamperia di Filippo Stecchi) dédiée à FONTANA, dans laquelle il expose quelques expériences antérieures et quelques faits qui lui ont été montrés par FONTANA sur les nerfs qui naissent du ganglion cervical supérieur et qui accompagnent les artères du cerveau jusque *dans* la substance de cet organe (*l. c.* Introduction, p. 8. (L'auteur dit « *fin dentro del cervello*, » probablement il les a suivies seulement jusque dans *les fentes* du cerveau.)

On trouve pages 35 et 36 de cet opuscule une « observation singulière que j'ai faite à Édimbourg depuis la fin « de l'année 1792. » « J'ai, dit-il, observé chez les grenouil- « les et d'autres animaux congénères, quatre points ou « vésicules assez visibles qui *battent* continuellement, aussi « quand on a enlevé le cœur ou après la mort de l'ani- « mal. Ce mouvement n'est pas du tout analogue, ou « simultané à celui du cœur, mais plutôt un peu moins « fréquent. Lorsqu'on injecte dans une de ces vésicules, « ou points supérieurs, du mercure ou de la colle colo- « rée, on arrive facilement à injecter tout le système des « vaisseaux rouges. Mais au contraire en injectant les « vaisseaux du cœur, on ne remplit jamais ces vésicu- « les. C'est ce qui peut nous faire supposer qu'il y ait « là une origine confluente (*grossa origine*) de vaisseaux « lymphatiques, si l'on ne veut pas supposer que chez ces « animaux il existe encore un nouveau genre de vais- « seaux ou de canaux qui soient restés inconnus jus- « qu'à ce jour. Deux de ces points sont supérieurs, laté- « raux et symétriquement disposés. Ils se trouvent sur

Digitized by Google

« l'omoplate, si on ouvre la grenouille de la face ventrale,
« à l'extrémité de la seconde apophyse transversale des
« vertèbres supérieures. Les deux autres sont situés à
« l'extrémité de l'os sacrum là où commencent les os du
« bassin. On voit ces deux points en mouvement aus-
« sitôt que l'on a ôté la peau de la région sciatique.

« A une autre occasion je parlerai de ces faits avec plus
« de détail. »

J'ai donné une traduction à peu près complète de ce passage, parce que l'opuscule que je cite paraît être extrêmement rare. Aucune bibliothèque publique de Florence ou de Rome ne le possède, et il m'a coûté beaucoup de peine de me le procurer.

Autant que je sache, il n'est cité par aucun auteur de notre siècle. Un autre mémoire du même auteur, antérieur à l'opuscule italien, se trouve cité deux ou trois fois dans la littérature de la physiologie. Il a été publié dans le douzième volume *des medical commentaries* d'une société de médecins d'Édimbourg (traduit en allemand par Diel. Altenbourg 1774-1799). C'est dans le même recueil que l'on devrait chercher si on ne trouve pas une notice antérieure sur les cœurs lymphatiques. Car l'auteur publie dans son opuscule italien, et sans le dire, plusieurs expériences qui se trouvent déjà dans les commentaries d'Édimbourg.

C'est donc à Pierce Smith qu'est dû l'honneur de la découverte des cœurs lymphatiques, et des quatre cœurs à la fois. Sa description, comme on voit, ne diffère pas beaucoup de celle de Müller et elle est presque aussi complète. C'est singulier que, au commencement d'une période qui, plus qu'aucune autre dans l'histoire de la science, s'intéressait pour le progrès de l'anatomie comparée, une telle découverte ait pu être oubliée.

Digitized by Google

Les pulsations des cœurs lymphatiques sont-elles indépendantes des troncs et des centres nerveux?

C'est VOLKMANN (Ranv. p. 226) qui le premier a abordé directement cette question. PIERCE SMITH dit, il est vrai, que les pulsations continuent encore après la mort de l'animal, et MÜLLER affirme que l'on peut couper la grenouille en morceaux sans que les pulsations cessent. Ces expressions ne sont pas assez définies.

VOLKMANN admet que les pulsations ne cessent définitivement que quand on a détruit chez les greuouilles certaines régions définies de la moelle épinière ou quand on a coupé les racines *antérieures* qui y prennent naissance. C'est, pour les cœurs antérieurs, la moelle de la troisième vertèbre, pour les cœurs postérieurs, la moelle de la huitième. Ces zones de la moelle agiraient donc, indépendamment du reste de la colonne médullaire, comme des centres autonomes. Si d'autres lésions produisent quelquefois quelques désordres dans le rythme, celui-ci se rétablit en très peu de temps.

Les expériences sur lesquelles l'auteur veut établir que les centres n'agissent pas en vertu de l'action réflexe ne sont que deux, qui sont faites des deux côtés de la même grenouille. Après avoir découvert la moelle et après l'avoir mutilée par plusieurs sections transversales dont il n'indique pas exactement la localité, il coupe les racines postérieures du second et du troisième nerf spinal. Les pulsations continuent et ne s'arrêtent qu'après la section des racines antérieures des mêmes nerfs. Cette observation est exacte, mais nous verrons qu'elle est loin de justifier les conclusions que VOLKMANN voudrait en tirer.

Après la destruction des centres des cœurs lymphatiques, VOLKMANN n'a jamais vu de vraies pulsations, mais il reste quelques mouvements fibrillaires, quelquefois assez vifs, ordinairement très faibles, qui disparaissent

Digitized by Google

définitivement dans le premier quart d'heure pour les cœurs antérieurs, et déjà après peu de minutes dans les cœurs postérieurs. Souvent même, ces mouvements rudimentaires manquent entièrement et la destruction des centres produit un arrêt immédiat et complet. Les mouvements ne reviennent pas plus tard, même lorsque l'animal continue à vivre et que sa circulation sanguine et sa respiration sont parfaitement maintenues.

Ajoutons que les théories que VOLKMANN veut bâtir sur ces faits n'y trouvent qu'un très faible appui, mais que, comme nous verrons immédiatement, les progrès de la science, en modifiant ces faits par d'autres observations, ont montré que l'innervation des cœurs lymphatiques ne peut nullement être invoquée comme le voulait VOLKMANN, en faveur de la nature centrale des ganglions microscopiques, que REMAK venait alors de trouver dans l'intérieur du cœur sanguin.

A l'époque de la publication du travail de VOLKMANN, VALENTIN avait déjà fait imprimer la dernière livraison de la première édition de son *Manuel de Physiologie*. Ayant répété les expériences de VOLKMANN, il ajouta à son livre un court appendice (Valentin, *Lehrbuch der Physiologie*, vol. 2, 1844, 769 p. et appendice) dans lequel il observe que la destruction de la moelle peut affaiblir les battements des cœurs lymphatiques ou même les interrompre pour un moment, mais que presque immédiatement après ces cœurs recommençaient à battre bien visiblement et régulièrement, qu'on peut même compter leurs pulsations, dont la fréquence n'est pas *toujours* diminuée par l'opération, et que ces battements peuvent être observés pendant des heures entières après la destruction des prétendus centres de Volkmann.

Dans le *Handwörterbuch der Physiologie* de Wagner (Art. Nervenphysiologie, vol. 2, p. 489) qui a été publié dans la même année, quelque temps après le livre de

Digitized by Google

Valentin, VOLKMANN maintient l'exactitude de ses premières observations.

Trois ans plus tard, en 1847, PANIZZA a publié une lettre a Delle Chiaje, Osservazioni zootomico-fisiologiche sopra i rettili (paru dans *Giornale dell Istituto lombardo*, 1847, t. VIII, p. 152, et dans l'*Ateneo* de Naples de la même année). Sans connaître les observations de VOLKMANN, il s'occupe de l'influence de la moelle épinière et des nerfs sur les cœurs lymphatiques de la grenouille. D'après lui, la destruction des parties centrales ou des nerfs produirait un arrêt momentané des pulsations qui recommencent presque aussitôt à battre dans un rythme ralenti. Quelquefois les intervalles entre les pulsations deviennent irréguliers. Quand on a détruit la moelle, les mouvements cessent après quelques heures. Après la section des nerfs ils peuvent battre plus longtemps. Le ralentissement par la paralysie se montre très bien, si l'on n'a coupé que les nerfs d'un côté. C'est ainsi qu'on voit du côté opéré 25-28 pulsations par minute et du côté sain 39-40 pulsations. Les nerfs seraient pour le cœur postérieur des grenouilles la 3me et la 4me paire sacrale (c'est-à-dire la 9me et la 10me paire spinale). PANIZZA communique aussi des expériences sur les cœurs lymphatiques des Tritons (dont il décrit mieux les différentes subdivisions qu'il ne l'avait fait autrefois) qui appuyent sa manière de voir qui est essentiellement celle de VALENTIN.

ECKHARD (Ranv. p. 227) examine quels sont les nerfs qui réunissent les centres de VOLKMANN avec les cœurs lymphatiques et il arrive à des résultats identiques avec ceux de PANIZZA, qu'il ne paraît pas avoir connus. Les nerfs des cœurs postérieurs sont dans le 10me nerf spinal, et seulement deux fois entre un grand nombre d'expériences, il les a trouvés dans la 9me paire. Quand on coupe le nerf du cœur antérieur ou quand on détruit son centre il y a arrêt, ensuite (après $^1/_4$ jusqu'à 1 $^1/_2$ minute) des

Digitized by Google

contractions fasciculaires, qui augmentent d'extension jusqu'à ce que les contractions redeviennent générales, régulières et concentriques (dirigées vers un centre commun). Ces contractions régulières interrompues par des contractions incomplètes peuvent se continuer pendant quinze minutes et plus.

La section du 10me nerf produit des phénomènes analogues par rapport au cœur postérieur; mais généralement on ne voit pas l'arrêt complet immédiatement après la section.

Eckhard a fait encore quelques expériences avec irritation des nerfs et de la moelle, sur lesquelles nous reviendrons.

Depuis 1847 je m'étais occupé de recherches sur l'innervation des cœurs lymphatiques. J'avais déjà communiqué à Valentin les résultats principaux de mes expériences (Valentin, Physiol., 2me édit., 1858, vol. II, p. 473) pour l'engager à faire disparaître les différences qui paraissaient exister entre ses conclusions et les miennes. Le mémoire de Eckhard et les conclusions qu'il croyait devoir tirer de ses expériences m'ont engagé à publier quelques-uns de mes résultats (Ranv. p. 228). Je conviens avec Volkmann sur les parties de la moelle qui président aux mouvements des cœurs lymphatiques. La destruction de ces centres produit (après la systole initiale) un court *arrêt* en diastole, mais bientôt les mouvements recommencent, deviennent plus *forts*, mais restent *irréguliers* et *inégaux*. Cependant la *durée* de ces mouvements n'est pas aussi limitée que le croyaient Volkmann, Panizza et Eckhard. Ils durent indéfiniment, c'est-à-dire jusqu'à ce qu'un affaiblissement de la nutrition générale ou locale mette fin à la vie locale de l'animal. Après la destruction de toute la moelle, l'arrêt peut durer jusqu'à 4 minutes et les mouvements qui les suivent peuvent se continuer 16 heures (comme j'avais trouvé à cette époque, depuis je les

Digitized by Google

ai vu durer plus de 26 heures), quoique *ordinairement* on ne les voit se prolonger que 4 à 6 heures. Les nerfs des cœurs postérieurs sont *toujours* contenus dans la 10me paire spinale des grenouilles [1]. Je ne les ai jamais trouvés dans la 9me et si mes prédécesseurs ont cru voir que la 9me paire agit quelquefois directement sur ces cœurs, ils peuvent avoir été trompés dans leurs expériences par un arrêt réflexe qui peut être produit par toute forte impression sensitive (Voir plus bas).

Si on a *coupé* le 10me nerf ou si on a détruit seulement la partie *lombaire* de la moelle (voir sur la section du nerf, mém. cité, p. 261), les mouvements des cœurs postérieurs peuvent se prolonger pendant des semaines (et des mois) entières, c'est-à-dire autant que l'animal survit à l'opération.

L'arrêt immédiat après ces dernières opérations existe comme après la destruction de toute la moelle, et il est l'effet de la paralysie et non d'une irritation réflexe. J'indique dans le mémoire cité, page 260, les trois différences principales que j'ai trouvées entre l'arrêt paralytique (passager) et l'arrêt par irritation réflexe.

FORME DES MOUVEMENTS

Après le repos qui suit la destruction des centres ou la division des nerfs, les contractions commencent faibles et très incomplètes, et augmentent bientôt d'intensité et d'extension. Mais elles ne rentrent pas dans le rythme et la forme normale. Généralement les mouvements ne partent pas *simultanément* de tous les points de la périphérie du cœur lymphatique pour se diriger vers le centre, pendant que la paroi supérieure et inférieure de ce cœur sont légèrement bombées et

[1] Sur la différence variable entre l'influence du rameau ventral ou dorsal du dixième nerf, voir le mémoire de Pristley (1878).

Digitized by Google

deviennent convexes, comme cela a lieu dans l'état normal. Le point de départ de la contraction, après la section des nerfs, est très variable. Il peut être dans un seul point de la périphérie pendant que les autres parties de l'anneau périphérique suivent d'une manière irrégulière. Ou la contraction commence seulement dans une moitié de ce cœur ou même dans le milieu, et les autres parties ne suivent pas immédiatement, mais lorsque le mouvement initial est déjà très avancé ou même dans le retour. Dans d'autres cas la contraction reste partielle et incomplète. Dans ces formes où la contraction n'est plus dirigée vers le centre, elle n'injecte plus régulièrement le contenu du cœur dans la veine efférente, et l'on ne voit plus avec la loupe la colonne sanguine de la veine divisée et interrompue momentanément par le liquide incolore qui vient du cœur lymphatique. Au contraire on voit assez souvent et presque régulièrement dans le cours d'une longue observation que le mécanisme qui empêche normalement l'entrée du sang dans le cœur lymphatique ne ferme plus et que, pendant les contractions incomplètes et désordonnées, le sang de la veine entre dans ce cœur et se mêle avec la lymphe. (Qui parfois y est remplacée entièrement par une goutte sanguine, dans laquelle plus tard on ne distingue plus les contours des globules rouges. Coagulation ?)

Dans d'autres cas le cœur lymphatique paraît comme divisé en 2, 3 ou 4 compartiments, dont la contraction se fait successivement ou alternativement. (Quelquefois la contraction de un ou deux de ces compartiments fait défaut dans plusieurs pulsations consécutives.)

Dans d'autres observations, j'ai vu les deux extrémités du cœur lymphatique se contracter alternativement et tirer tout le cœur vers leur côté, de manière qu'il en résulte un mouvement oscillant.

Enfin il arrive assez souvent que ces mouvements alter-

Digitized by Google

nants se suivent avec une rapidité telle que pendant longtemps la contraction change de place, mais ne manque jamais entièrement dans toute l'étendue du cœur. Il n'y a donc plus une véritable diastole générale.

Ces différents mouvements, qui s'accomplissent avec une énergie très variable, qui sont tantôt à peine visibles tantôt aussi grands que dans l'état normal, peuvent se montrer à différentes époques dans la même grenouille ou inégalement des deux côtés du même animal. (Mais généralement on voit que dans le même individu une certaine forme déterminée de ces contractions est prévalente, bien que les autres formes ne fassent pas entièrement défaut.)

J'ai dit que l'énergie de ces mouvements est variable. On la voit augmenter jusqu'à mêler, entre les contractions assymétriques et partielles, des pulsations plus ou moins isolées qui ressemblent tout à fait aux pulsations normales, concentriques, dont quelquefois même la loupe ne peut pas les distinguer. Mais depuis que je me sers de moyens perfectionnés dans l'observation (voir l. c., p. 262), ces pulsations régulières en apparence sont devenues plus rares. Il est évident que ces pulsations énergiques se rencontrent plus souvent, lorsque au lieu de détruire toute la moelle, on a conservé la vie et la nutrition de l'animal, en ôtant seulement la partie caudale de la moelle, ou en coupant séparément le dernier nerf spinal. Dans ce cas, comme je l'ai déjà indiqué (l. c. p. 264), les fortes contractions sont prévalentes, le contenu du cœur est souvent injecté dans la veine. Mais, même dans ces conditions, les contractions *régulières* sont plus rares que je ne l'avais supposé d'abord. (La loupe et la lumière réfléchie nous font voir quelquefois des irrégularités de la forme même dans ces contractions qui peuvent pousser toute la lymphe des cœurs dans le système sanguin.)

Digitized by Google

Si l'on continue ces observations pendant longtemps sur le même animal, qu'on examine journellement une ou deux fois, soit après la section des nerfs ou après la destruction de la partie postérieure de la moelle, il arrive qu'un jour les pulsations paraissent manquer entièrement d'un côté de la grenouille, où on les retrouve très énergiques le lendemain, ou que les pulsations ne se voient pas pendant plusieurs minutes de suite, et que 10 minutes après on les voit renaître. On les voit quelquefois seulement à l'extrémité veineuse du cœur, mais la loupe nous montre qu'elles existent aussi, mais très faiblement dans d'autres parties de la même vésicule.

Je me suis servi dans ces observations de trois méthodes. Au commencement je me contentais de la simple observation avec la loupe, en tenant les grenouilles, dont les cœurs postérieurs étaient dépouillés de la peau et de quelques membranes qui les recouvrent, dans un réservoir avec un peu d'eau qui ne dépassait pas la hauteur de trois millimètres, pour empêcher le contact immédiat de l'eau et de la plaie. Si néanmoins les contours de la plaie étaient gonflés, je mettais les animaux pendant quelques heures à sec. Plus tard j'ai observé les déformations de l'image réfléchie d'une flamme produite par la surface tantôt presque plane, tantôt convexe du cœur en mouvement. C'est une méthode de la plus grande sensibilité qui nous rend compte des moindres irrégularités dans la contraction. Dans la journée, une fenêtre éloignée avec une lentille plano-convexe intercalée pouvait rendre les mêmes services. C'est cette méthode qui, mieux que toute autre, nous peut démontrer que le cœur lymphatique, pendant le repos, n'est jamais une vésicule ronde — comme l'admettaient Panizza et Ranvier d'après leurs injections — mais une vésicule fortement aplatie en bas et en haut. Leurs membranes et les muscles qui les constituent for-

Digitized by Google

ment un anneau assez puissant, mais les parois aplaties supérieure et inférieure sont plus faibles et plus minces. S'il en était autrement, si l'opinion de RANVIER était exacte, la vésicule ne pourrait pas devenir plus convexe au commencement et pendant la plus longue durée de la *contraction*, pendant que le diamètre vertical devient en même temps plus *haut* pour ne diminuer que vers le dernier tiers de la contraction normale. Après la section des nerfs cette diminution peut manquer entièrement pendant une suite de contractions. Il est vrai que, quand on se sert de la méthode de RANVIER, on arrive aux mêmes résultats qu'il a si bien décrits. Mais dans ce cas on n'a plus l'état normal, on a un cœur injecté et devenu rigide après une forte irritation locale. C'est comme si l'on voulait décrire la forme du cœur sanguin d'une grenouille ou d'une tortue, d'après ce que nous montre un animal tué depuis quelque temps par une injection de digitaline ou de Upas Antiar. Et le cœur lymphatique se déforme encore plus fortement et plus rapidement par les irritations locales, parce qu'il est capable d'entrer en contraction tétanique, tandis que le cœur sanguin ne possède pas de vrai tétanos.

Une troisième méthode dont je me suis servi, et qui peut montrer aussi bien la vraie forme de la contraction normale du cœur pas trop renflé par la lymphe que les *dernières* traces des contractions du cœur mourant, consiste a observer le cœur postérieur par transparence, de bas en haut, c'est-à-dire de la face ventrale vers la dorsale en préparant avec beaucoup de précaution un lambeau rectangulaire de l'aponévrose de la cuisse vers le coccyx. Arrivé à la fosse qui contient le cœur lymphatique, il faut, sans léser les vaisseaux, comprendre dans la partie décollée la lame inférieure qui se détache de l'aponévrose pour enfermer le cœur lymphatique d'en dessous. Arrivé jusqu'aux nerfs, on arrête la préparation en

Digitized by Google

avant et on la complète encore en arrière, jusqu'à ce que le lambeau, tendu verticalement par deux crochets, laisse voir toute la circonférence du cœur lymphatique. Une partie de la lymphe arrive encore au cœur d'en bas et de la partie médiane du corps. Aucun physiologiste, à ce que je sache, n'a répété cette préparation instructive depuis 1850, époque à laquelle je l'ai indiquée dans mon mémoire (l. c., p. 266) après en avoir fait la démonstration dans le laboratoire de Berne en 1848. Pour voir le mouvement du cœur en suivant cette méthode on n'a pas à attendre le réveil de l'éthérisation.

Déjà en 1848 VALENTIN (Physiologie, 2me édit., II, 2, p. 473 et 686) confirmait d'après de nouvelles recherches les principaux résultats de mes expériences. En revenant sur ses résultats de 1844, il convient que la pulsation du cœur lymphatique est réglée par la moelle et que, après la séparation des nerfs de ces cœurs, les pulsations montrent toujours les irrégularités que je viens de décrire. Il insiste sur le fait que l'irritation mécanique peut réveiller la pulsation quand elle vient de cesser par l'effet de la paralysie. Quant à la durée des pulsations après la destruction de la moelle, il ne paraît avoir fait qu'un nombre très limité d'expériences. Il dit que cette durée peut varier de plusieurs heures à quelques jours, mais il paraît admettre qu'elle est en général moins longue que la vie de la grenouille, moins longue que la pulsation énergique du cœur sanguin.

VALENTIN est le premier qui ait vu au microscope les pulsations spontanées du cœur lymphatique isolé des parties environnantes par un trait de ciseaux courbes (l. c., p. 685). Les pulsations ne duraient qu'une ou deux minutes. Quelques fragments des muscles de la cuisse adhéraient au cœur isolé, mais le microscope montrait qu'ils étaient parfaitement immobiles.

Digitized by Google

En 1854 ECKHARD a publié une brochure sur « la physiologie du système nerveux, » dans laquelle il revient sur quelques-unes de ses assertions antérieures. Il a reconnu que les pulsations, après la destruction de la moelle, ne sont plus d'une forme régulière normale, il confirme la description que j'en ai donnée, et il n'insiste plus sur la courte durée qu'il avait attribuée à ces mouvements.

Dans la même année, 1854, HEIDENHAIN a publié une thèse (*De nervis organisque centralibus cordis cordiumque lymphaticorum*, Berlin) qui a été évidemment écrite sous l'influence et avec la collaboration de VOLKMANN. En général les faits qu'il a observés par rapport aux cœurs lymphatiques, s'accordent très bien avec les résultats de nos propres expériences. HEIDENHAIN les confirme, mais en parlant des pulsations irrégulières qui persistent encore après la destruction de la moelle ou après la section des nerfs, pulsations dont il n'indique pas la durée, il suppose que ce sont des mouvements produits par une irritation fortuite de la substance des cœurs lymphatiques, par exemple par la traction ou par le dessèchement de la vésicule exposée à l'air. Cette manière de voir n'est pas admissible. Dans beaucoup de cas, après la destruction complète de la moelle inférieure, j'ai pu reconnaître ces pulsations, et même leur forme irrégulière à travers la peau non lésée, et donnant au corps de la grenouille une position favorable, j'ai pu quelquefois reconnaître de cette façon toute une série de pulsations, et cela sans plus toucher l'animal. Ce n'est donc pas la traction de ma main sur la cuisse qui les a provoquées. Il est vrai qu'une telle expérience ne réussit que dans le cas où la pulsation est forte, et à cause de la variabilité des pulsations elle ne réussit pas toutes les fois chez le même animal. Mais elle est décisive contre l'opinion de HEIDENHAIN.

Digitized by Google

J'aurai à parler encore de quelques expériences de cet auteur dans un autre chapitre qui traitera du mode de l'influence des nerfs sur les cœurs lymphatiques.

GOLTZ (Ranv. p. 229) a fait en 1863 quelques expériences sur les cœurs lymphatiques, qui ont pour objet principal d'étudier quelques actions réflexes, qui modifient le mouvement de ces cœurs. Au point de vue qui nous occupe ici, il ajoute que ces cœurs qui s'arrêtent immédiatement après la section de leur nerf, peuvent être retrouvés en pleine action si l'on examine l'animal plus tard, après 3 semaines. Mais il ne dit pas, comme le croit RANVIER, que les battements *reviennent* seulement après trois semaines. Il a pu faire dans ces cas l'excision isolée du cœur lymphatique et voir la continuation des pulsations.

Puisque GOLTZ n'a pas reconnu l'irrégularité dans la forme des pulsations du cœur lymphatique paralysé, il conclut de ces observations que le mouvement de ces cœurs ne serait pas « *toujours* et dans toutes les conditions » en dépendance de la moelle épinière. On voit donc ici, pour la première fois, indiquée l'hypothèse singulière de la variabilité des centres moteurs pour les cœurs lymphatiques, hypothèse que nous rencontrerons encore deux fois dans cet aperçu historique, une fois avant et une fois après sa mort.

C'est ainsi que WALDEYER (Ranv. p. 230) suppose que quelques globules ganglionnaires qu'il a trouvés, dans la tache noire de PANIZZA et avant cette tache, en rapport avec les nerfs lymphatiques et les ramifications du sympathique, pourraient représenter ce centre qui règle les cœurs lymphatiques, dans les cas les plus fréquents dans lesquels la destruction de la moelle ne fait pas cesser leurs pulsations. Car lui aussi, n'ayant pas encore bien étudié le sujet, se figure que ces pulsations, si elles ne

Digitized by Google

cessent pas, persistent dans leur état normal. D'après lui le cœur doit toujours rester immobile si l'on coupe ces ganglions qui, à ce qu'il suppose, remplacent pour le cœur lymphatique les ganglions de Remak du cœur sanguin. WALDEYER ne connaît pas les observations qui prouvent indubitablement que ces ganglions de Remak ne peuvent pas être regardés comme la cause de la persistance des battements du cœur sanguin après la séparation des centres nerveux cérébrospinaux.

Mais bientôt après avoir mieux étudié le sujet, le même auteur (1865, Ranv. p. 232) revient sur ses conclusions. Il reconnaît l'exactitude de la description que nous avions donnée de la forme des pulsations après la paralysie de la moelle ou du 10me nerf spinal, et ne voit plus la nécessité d'admettre dans les ganglions un second centre supplémentaire pour les cœurs lymphatiques. Cependant il ne connaît pas encore, à ce qu'il paraît, mon mémoire original, car il m'attribue l'idée, qu'il combat avec raison, que le *centre* des mouvements du cœur lymphatique ne soit pas dans la moelle, mais dans l'intérieur de la substance du cœur. Si l'on voulait maintenir une telle opinion, on devrait l'étendre aussi à tous les autres appareils musculaires de l'économie animale.

Toutefois WALDEYER ne renonce pas entièrement à réclamer une influence spéciale pour ces ganglions. Il croit que les contractions paralytiques pourraient peut-être provenir d'une irritation locale ou partielle de ces globules ganglionnaires. C'est évidemment erroné, car ces contractions sont les mêmes dans beaucoup de grenouilles, qui, comme nous verrons encore, ne possèdent pas de trace de ces ganglions de WALDEYER, dont l'existence est loin d'être constante.

Il n'est pas sans intérêt de noter que ce dernier travail de WALDEYER a été publié par HEIDENHAIN dans les

Digitized by Google

travaux de son laboratoire. Il sera donc permis d'admettre que HEIDENHAIN s'est maintenant persuadé de la longue durée des mouvements irréguliers des cœurs lymphatiques, privés de leur communication avec la moelle.

La discussion paraissait donc close, ou plutôt réduite à un point d'une importance très secondaire. Les adversaires des conclusions qui résultent directement des observations que j'avais publiées dans ma note, VALENTIN, ECKHARD et WALDEYER étaient convertis, HEIDENHAIN n'insistait plus sur son opposition, VOLKMANN, dont la conclusion essentielle doit être maintenue, ne paraît pas avoir continué ses observations. Il restait donc seulement à déterminer si l'irritant qui produit les mouvements, après la paralysie des troncs nerveux, est dû à une cause fortuite, accidentelle, provenant de dehors, comme elle peut agir sur tous les muscles isolés exposés à l'air et à la dessication (HEIDENHAIN), ou si cet irritant est dû à une cause intrinsèque à l'organisme, qui agit d'une manière durable tant que la circulation est maintenue. J'ai déjà indiqué pourquoi je me décide pour cette dernière opinion, et les autres observateurs paraissent partager ma manière de voir. La nature de cette cause irritante m'est encore parfaitement inconnue. Les hypothèses qui se présentent facilement ont été reconnues comme insuffisantes par l'expérimentation.

En effet, si nous faisons abstraction de quelques phrases de Mademoiselle SUSLOWA (Ranv. p. 232) dont l'expression est loin d'être claire, et selon lesquelles elle croit la pulsation des cœurs indépendante de la moelle, dont l'influence consisterait plutôt à les arrêter, tous étaient unanimes sur la question capitale qui paraissait être à l'abri de contestations.

La discussion reposa en effet jusqu'en 1879. SCHERHEJ (*Archives de Du Bois-Reymond*, p. 227) crut devoir

Digitized by Google

remplir une lacune de nos connaissances en publiant quelques faits, connus et déjà longuement discutés depuis longtemps, pour prouver la dépendance des cœurs lymphatiques de la moelle épinière, dépendance qui n'était plus mise en doute. Quelques remarques, sur l'influence de la strychnine sur les pulsations, sont originales dans son mémoire, mais ces observations ne permettent point de conclusion. L'auteur était évidemment étranger à la question, et n'en connaissait pas même la partie historique. Ce même défaut de connaissances historiques doit nous surprendre chez un savant tel que LUCHSINGER qui a publié en 1880, dans les *Archives de Pflüger*, quelques remarques sur la persistance des mouvements des cœurs lymphatiques après la destruction de la moelle, qui, à son avis justifieraient sa conclusion que les pulsations de ces cœurs seraient indépendantes des centres cérébrospinaux. PRISTLEY (*Journal of Physiol.*, 1878), dans un mémoire sur lequel nous reviendrons, regarde les pulsations vigoureuses et complètes comme très rares après la destruction de la moelle ou du nerf.

LUCHSINGER ajoute qu'une augmentation de la tension du contenu (de la lymphe) peut quelquefois réveiller les pulsations lorsqu'elles manquent après la paralysie de la moelle. J'ai pu confirmer que la plus grande dilatation par la lymphe peut augmenter l'énergie ou l'extension des pulsations, mais en comprimant les pattes dans la direction des doigts vers la cuisse, je n'ai jamais pu produire les pulsations quand elles étaient passagèrement supprimées. Quelquefois, j'ai vu les cœurs en repos et fortement distendus par la lymphe ou par ce liquide mêlé à du sang venu de la veine. Et dans ces cas l'excitabilité ne manquait pas, comme le prouvait l'effet d'une irritation mécanique. Était-elle passagèrement déprimée ?

Dans la même année 1880, RANVIER a publié ses

Digitized by Google

recherches sur les cœurs lymphatiques dans ses leçons d'anatomie générale. Il donne une description anatomique de ces cœurs, de leurs éléments et de leurs rapports, qui est sans doute la meilleure que la science possède jusqu'à ce jour. Il indique les variétés des nerfs qui, sauf ce que nous a dit SCHIESS-GEMUSEUS de Bâle sur les variétés du plexus lombaire dans la même espèce de grenouilles, n'étaient pas encore connues. Selon RANVIER le dixième nerf spinal manquerait dans quelques cas et serait remplacé par une ramification du neuvième. C'est ce que je n'ai pas encore trouvé, je n'ai pas seulement toujours trouvé le 10me nerf, j'en ai vu même les deux racines (antérieure et postérieure) toutes les fois que je les ai cherchées, tandis que quelques auteurs avaient déjà indiqué que ce nerf dans quelques cas ne possède qu'une racine antérieure.

RANVIER confirme l'existence de ramifications des fibres musculaires des cœurs lymphatiques que j'avais trouvées en 1851 (*Jenaische Annalen*) et qui depuis avaient déjà été retrouvées par LEYDIG, WALDEYER et d'autres. Il confirme l'existence générale d'un épithélium à sutures dentelées comme HYRTL l'avait déjà indiqué dans le *Pseudopus Pallasii*. Il a vu les pores afférents et les vaisseaux du cœur lymphatique et les plaques « terminales » de ces nerfs chez les serpents, tandis qu'il a cherché en vain chez les grenouilles les dernières ramifications des nerfs. Les cellules ganglionnaires dans la tache pigmentaire de Panizza existent, selon RANVIER, seulement chez un nombre relativement petit de grenouilles. Il les regarde comme appartenant au grand sympathique dont un ou deux rameaux anastomosent avec le 10me nerf spinal au point où ces ganglions lui sont accolés. Les crêtes élevées de quelques trabécules musculaires dans l'intérieur des cœurs lymphatiques sont décrites et figurées par RANVIER comme une espèce de valvules ou de cloisons incomplètes.

Digitized by Google

RANVIER a fait aussi quelques expériences physiologiques sur les cœurs lymphatiques. Il répète les expériences de paralysie, et il fait des irritations des nerfs et des centres. Cette dernière série ne peut pas être rapportée dans ce chapitre, parce que l'auteur n'a pas tenu compte d'un élément important qui modifie ses résultats. Je veux parler de l'action réflexe, dont il connaît bien l'effet, mais qu'il n'a pas exclue dans ses expériences. Dans la série paralytique, qui n'est au fond qu'une répétition d'anciennes expériences (ce que Ranvier indique expressément), il ne connaît qu'une seule alternative, ou le cœur s'arrête complètement, ou il continue, ou reprend ses mouvements. Il oublie tout à fait ce que la science avait déjà acquis sur les modifications paralytiques de la forme et du rythme des mouvements. Pour ses conclusions il est donc forcé de se mettre tout à fait dans le point de vue des *premiers* travaux de ECKHARD, de WALDEYER et de VALENTIN, et il ne comprend pas (l. c., p. 232) pourquoi WALDEYER (et *les deux autres* auteurs cités) ont plus tard abandonné complètement leur première manière de voir !

En parlant des cellules nerveuses dans le voisinage des cœurs lymphatiques, RANVIER dit qu'il les a cherchées en vain sur plusieurs grenouilles, mais qu'il a fini par en découvrir quelques-unes. « Ces cellules existent donc quelquefois » (l. c., p. 280). S'il avait comparé la rareté relative de ces cellules à la grande fréquence des cas dans lesquels ces cœurs continuent leurs pulsations après la destruction de la moelle (le contraire est une rare exception dans une observation *prolongée*), il n'aurait jamais pu dire que ces cas s'expliquent par la présence des cellules, qui fonctionnent selon lui exceptionnellement comme centres des cœurs lymphatiques.

RANVIER construit un sphygmographe très simple et très élégant pour inscrire la pulsation des cœurs lymphatiques.

Digitized by Google

Une année plus tard BLIX (*Upsala läkareförenings förhandl.* 1881, vol. XVI) en a proposé un autre qui n'est qu'une modification de celui de RANVIER, et qui possède une plus grande mobilité.

Enfin dans le cours de cette année, pendant que nous étions occupé à composer ce mémoire, nous avons reçu encore un dernier travail de BOLL et LANGENDORFF sur les cœurs lymphatiques postérieurs de la grenouille (*Arch. f. Anatomie und Physiologie* 1883, p. 329).

Les auteurs qui connaissent très bien les travaux modernes, décrivent les effets de la paralysie des nerfs du cœur, et conviennent que la persistance de la pulsation forte et régulière est « décidément » le cas le plus rare. Nous avons déjà dit que nous n'avons trouvé cette persistance qu'une seule fois, et que dans ce cas encore nous n'avons pu nous servir de tous les moyens modernes de la recherche. L'intercurrence d'une *petite* série de pulsations régulières ne nous paraît pas *très* rare, si l'on opère sur un *grand* nombre de grenouilles.

Néanmoins les auteurs se décident en faveur de l'opinion que les pulsations sont produites par les ganglions de Waldeyer (p. 333) qui, selon eux, ont été retrouvés par RANVIER dans le plus grand nombre des grenouilles, mais qui manquent quelquefois. (RANVIER dit au contraire qu'ils *existent quelquefois*. L. c., p. 280.) L'arrêt ou la perturbation des pulsations après la destruction de la moelle leur offre une grande difficulté, mais ils inclinent vers la supposition que dans ces cas (c'est-à-dire dans *l'immense* majorité des cas) l'influence nuisible du traumatisme ou une irritation avec arrêt réflexe pourrait avoir modifié les mouvements. (Quant au traumatisme, son influence isolée, c'est-à-dire sans destruction de la portion inférieure de la moelle, qui a été même coupée transversalement, est absolument nulle quand les pre-

Digitized by Google

mières excitations réflexes sont passées. Quant à l'action réflexe arrestatrice qui, dans l'hypothèse des auteurs, serait active encore 2 mois et plus après l'irritation qui l'aurait produite, nous avons déjà insisté dans notre premier mémoire *Henle et Pfeuffers Zeitschrift*, 1850, p. 260, sur les différences qui séparent sa physionomie de celle de l'arrêt paralytique). La destruction rapide de la moelle préalablement coupée ne peut pas être regardée comme un irritant local plus fort que la galvanisation d'un nerf sensible, et encore cette première met-elle en jeu les nerfs moteurs avec les nerfs arrestateurs (Voy. plus bas). Si l'arrêt réflexe y était pour quelque chose, le cœur, après la destruction de la moelle, devrait recommencer ses pulsations si l'on ajoute la section du nerf. Car nous savons que cette section ne laisse jamais persister le réflexe d'arrêt. La section du nerf n'a *jamais* cette influence, mais elle *peut*, d'après LANGENDORFF et BOLL, avoir dans quelques cas l'influence contraire (l. c., p. 330 et 331).

Quant aux observations sur l'influence des anesthésiques et de l'asphyxie, sur lesquelles les auteurs et déjà avant eux LUCHSINGER croient pouvoir appuyer leur manière de voir, nous en parlerons plus bas, où nous traiterons de l'influence des toxiques et des excitations exagérées.

RANVIER (l. c., p. 236) se plaint de ne pas rencontrer un seul travail français sur le sujet qui nous occupe dans ce chapitre, et que tout ce qu'il a pu trouver chez les auteurs français se réduit à quelques notes insuffisantes dans les leçons de MILNE-EDWARDS. En effet ces notes sont plus qu'insuffisantes, elles sont confuses. Mais si sa mémoire avait été plus fidèle, il aurait pu se rappeler que LONGET (*Traité de Physiologie*, tome III, p. 368) parle des expériences de VOLKMANN et de VALENTIN[1] en ajoutant

[1] Les citations de VALENTIN contiennent quelques erreurs que l'on

Digitized by Google

que dans ses propres expériences il a vu, après la destruction de la moelle, parfois les cœurs lymphatiques cesser assez promptement de se mouvoir, tantôt se contracter encore pendant plusieurs jours chez des grenouilles très irritables, mais que ces mouvements ne paraissaient avoir conservé ni toute leur énergie, ni toute leur régularité. Donc LONGET ne dit pas moins que plusieurs auteurs étrangers qui ont eu l'honneur de figurer dans les citations de RANVIER.

D'ailleurs CLAUDE BERNARD parle aussi des cœurs lymphatiques dans plusieurs passages de ses écrits. Je pourrais en citer trois. Dans les leçons sur les substances toxiques, BERNARD indique ce qu'il croit être l'effet du curare sur les pulsations de ces cœurs. Dans les leçons sur le système nerveux 1858, I, p. 386, il parle de l'arrêt *complet* de ces cœurs après la destruction de la moelle, et il fait encore quelques remarques sur l'effet du curare. Enfin il insiste sur ses observations dans la physiologie opératoire, p. 381-384. BERNARD ajoute que, après la destruction de la moelle (ou l'action du curare), il a vu assez souvent le cœur lymphatique rempli de sang. Il ne connaît pas l'explication que j'avais déjà donnée depuis 8 ans de ce fait qu'il appelle curieux.

Plus tard je parlerai de quelques autres expériences, sur lesquelles ECKHARD et FUBINI cherchent à appuyer la thèse que l'excitation fonctionnelle des cœurs lymphatiques dépend de la moelle épinière.

Dans le présent chapitre nous avons fait passer devant le lecteur une longue série de contradictions apparentes. Il faut remonter à plus de trente ans pour en trouver la clef et la conciliation. Elle se trouve, à ce que

peut corriger d'après les notices que nous avons données sur ses recherches.

Digitized by Google

je crois, déjà dans la notice que j'ai publiée en 1850, qui, à mon opinion, représente encore aujourd'hui le résumé de ces discussions et l'expression de tout ce que nous savons sur la question générale de la dépendance ou l'indépendance des pulsations des cœurs lymphatiques de la moelle épinière.

Tous les physiologistes qui ont pris en considération la *forme* et la *régularité* des mouvements des cœurs lymphatiques sont aujourd'hui d'accord sur un fait capital. La moelle est le centre qui maintient cette régularité, qui maintient la simultanéité de la contraction des différentes fibres motrices qui composent les parois du cœur lymphatique, et c'est par ce centre, comme nous le verrons encore, que les excitations sensibles sur les différentes parties du corps de l'animal exercent leur influence sur les cœurs.

La moelle doit donc transmettre une excitation vers ces cœurs. Mais, puisque généralement le mouvement se manifeste encore, bien que sa régularité soit perdue, après la destruction de la moelle, il doit exister encore une autre excitation périphérique qui peut même persister lorsque le cœur est presque isolé des parties environnantes.

Nous ne savons pas laquelle de ces deux excitations est la plus puissante, si dans les différentes conditions physiologiques ou chez différents individus la force relative de ces deux excitations est toujours la même, mais tout porte à croire que l'excitation médullaire est la plus puissante. Laissant de côté ce point douteux, nous nous demandons quel peut être le mode de la contraction des cœurs lymphatiques après la paralysie de la moelle. Abstraction faite de la *régularité* des pulsations, ils doivent montrer les différentes modifications que nous voyons toujours arriver dans un appareil musculaire, qui a été pendant très longtemps sous l'influence d'une excitation d'une certaine

Digitized by Google

intensité, quand cette intensité est rapidement diminuée d'une manière considérable. Nous nous trouvons en effet dans ces conditions, car si la moelle porte au cœur lymphatique une excitation quelconque, la somme des excitations qui provoquent le mouvement, doit être diminuée lorsque l'influence de la moelle vient à manquer.

Pour un muscle habitué à une forte excitation, une excitation notablement plus faible sera, dans une première période, insuffisante pour produire un mouvement. C'est ce qu'on voit d'après tous les auteurs dans le cœur artériel de l'oreille du lapin qui montre un relâchement, une dilatation de longue durée après la section du sympathique au cou. C'est ce que l'on voit dans le diaphragme des mammifères après la section des deux nerfs phréniques, et le repos passager des cœurs lymphatiques après la section de leurs nerfs moteurs n'est qu'une confirmation de cette règle. Après un repos d'une durée variable, l'irritation périphérique retrouve son influence. Chez les grenouilles dont l'excitabilité est très variable et très inégale, cette influence peut être insuffisante pour maintenir une série non interrompue de mouvements. Ces mouvements *peuvent* donc, dans quelques cas, mais ne *doivent* pas être très faibles. Chez les grenouilles dont l'excitabilité générale, surtout après une lésion de la moelle, montre très souvent des variations individuelles et temporaires, les séries des pulsations peuvent, dans certaines périodes, montrer des affaiblissements tels que le mouvement devient invisible ou qu'on n'en voit que de faibles traces qui ne se montrent que par une illumination très favorable, et après quelques heures le mouvement très énergique apparaîtra de nouveau. Quelques auteurs qui ne paraissent pas avoir continué leurs observations pendant un temps prolongé, comme Volkmann, Panizza, Eckhardt, peuvent avoir pris ces interruptions apparentes chez les gre-

Digitized by Google

nouilles affaiblies pour une immobilité définitive. C'est ainsi que des observations exactes, mais insuffisantes, ont fait naître des opinions que j'ai déjà combattues dans mon premier travail.

Si l'excitation qui reste encore après la destruction des centres, suffit pour produire des mouvements pendant une demi-heure ou pendant 10 minutes, elle doit suffire aussi pour un temps indéfini si les autres conditions ne changent pas, ou si après une série de changements les premières conditions se rétablissent. C'est une vérité qui, aujourd'hui, est devenue presque triviale, que le centre ne charge pas les nerfs d'une provision de force qui doit être épuisée pour que la paralysie devienne définitive.

Quoique l'excitabilité générale des mammifères soit beaucoup moins variable que celle des grenouilles, des intermittences ou plutôt rémittences analogues, mais d'une durée beaucoup inférieure, peuvent se montrer dans le cœur artériel de l'oreille du lapin après la section du sympathique ou après l'extraction du ganglion cervical supérieur.

La force ou l'énergie du mouvement ne dépend pas du centre comme tel, mais jusqu'à un certain degré de la somme des irritations qui agissent sur le nerf moteur ou ses expansions périphériques. S'il y a donc pour certains organes une double source de l'excitation, dont l'une est dans le centre, le défaut de cette dernière peut être compensé par un excès passager de l'autre. Donc il y a la possibilité que dans certains cas, qui peut-être sont plus rares ou moins rares qu'on ne pense, le muscle après la destruction des centres puisse continuer ses mouvements désordonnés avec la même force ou avec plus de force que dans l'état normal. La queue des lézards communs séparée des centres médullaires supérieurs qui en règlent le mouvement physiologique, se meut évidemment avec plus

Digitized by Google

de force et de vigueur que dans l'état normal, et continue pendant longtemps ses mouvements énergiques. Les pattes de *Phalangium opilio et cornutum* séparées du corps et de leurs centres nerveux font des mouvements répétés pendant longtemps avec une grande fréquence, et accomplissent ainsi dans une unité de temps un travail évidemment plus considérable qu'elles ne l'auraient fait pendant la vie si l'animal n'avait pas été soumis à une excitation anormale. Les antennes de plusieurs Capsides parmi les hémiptères, les appendices génitaux de l'abdomen des mâles de plusieurs Dolichopodes des genres *Porphyrops* et *Medeterus*, parmi les diptères, nous montrent des phénomènes analogues lorsqu'on a séparé ces parties des racines nerveuses qui émanent de leur ganglion central. Ces mouvements sont augmentés, au moins par rapport à leur fréquence et à leur extension, et lorsque les contractions ont presque cessé, on peut les ranimer par une irritation mécanique locale.

Mais on n'a pas à invoquer ces faits exceptionnels pour comprendre que des observateurs qui n'ont pu juger que par la vue ou par la hauteur des oscillations imprimées à un levier, ont pu trouver après la destruction du centre médullaire, les mouvements des cœurs lymphatiques aussi énergiques (et même plus énergiques) qu'avant la lésion de la moelle. La vue juge de l'énergie d'un mouvement par sa rapidité et par son extension. On n'a jamais prétendu que la rapidité d'une contraction doive diminuer avec la destruction du centre, pourvu que le mouvement soit encore excité par une excitation périphérique. Mais il paraît que plusieurs physiologistes ont supposé que la *grandeur* du mouvement doit diminuer lorsque les centres font défaut. Si par des raisons faciles à comprendre il en est ainsi dans beaucoup d'organes composés, ce n'est pas directement parce qu'il n'y a plus de centre, mais

Digitized by Google

parce que dans ces cas le centre porte en même temps la seule irritation qui agit fortement et simultanément sur les groupes des fibres musculaires. Mais dans un sac élastique, composé de muscles plus ou moins circulaires, comme le cœur lymphatique, les muscles tendent toujours à effacer la cavité, pourvu que l'irritation et l'excitabilité périphériques soient suffisamment grandes (et, comme nous avons vu, elles ne le sont pas toujours). La contraction doit donc paraître d'autant plus considérable à mesure que le sac est plus distendu par le contenu pendant le repos diastolique. Or nous savons que, dans les grenouilles paralytiques, les réservoirs lymphatiques du train postérieur sont souvent gonflés ou remplis par une grande quantité de liquide qui peut augmenter jusqu'à constituer un état hydropique. Cette lymphe se trouve sous une pression relativement considérable. Il doit donc souvent passer beaucoup de lymphe dans les cœurs lymphatiques pendant leur diastole, et par conséquent leur systole doit paraître très *étendue* sans qu'on puisse dire qu'elle ait en même temps gagné de vraie énergie. Mais c'est méconnaître la vraie fonction des centres nerveux, si l'on veut conclure de cette « force » de la contraction, qu'on observe souvent après la destruction de la partie postérieure de la moelle, et surtout à une époque où l'infiltration des membres a fait des progrès, que la moelle ne puisse pas être un centre de ces mouvements. Malgré leur « force » apparente, ils avaient certainement perdu leur régularité, sur laquelle ces auteurs avaient négligé de diriger leur attention.

Comme l'impression visuelle des contractions, la hauteur des tracés qu'on obtient par un levier dépend essentiellement de la différence entre la plénitude des cœurs pendant la systole et la diastole, et ne se trouve pas en dépendance directe d'un centre.

Digitized by Google

Donc les faits observés par les expérimentateurs, quelle que soit la différence dans leur interprétation, ne sont pas en opposition avec la conclusion que les centres nerveux pour les cœurs lymphatiques sont dans la moelle épinière. Mais y a-t-il des faits qui justifient l'opinion qu'il existerait hors de la moelle, dans la périphérie, encore un autre centre qui maintiendrait les pulsations ?

Nous avons vu que plusieurs auteurs étaient arrivés à une telle conclusion, et qu'on a voulu attribuer au ganglion de Waldeyer le rôle de produire encore des contractions à défaut de la moelle. On se souvient que Ranvier a trouvé que la présence de ces globules ganglionnaires dans le trajet du nerf coccygien n'est rien moins que constante. Parmi tant de grenouilles chez lesquelles j'ai vu la persistance des battements après la destruction de la moelle, il y en avait un bon nombre dans lesquelles je n'ai pas pu trouver ces globules, tandis que dans plusieurs observations j'ai vu les cœurs presque s'arrêter après la destruction de la moelle, bien que la formation ganglionnaire de Waldeyer fût très bien développée.

D'ailleurs Waldeyer lui-même et plusieurs autres observateurs ont vu persister le battement de ces cœurs après leur séparation de la tache pigmentaire de Panizza qui est la station la plus périphérique où se trouvent encore des groupes de corps ganglionnaires.

S'il y a donc des centres périphériques qui expliqueraient la persistance des mouvements, il est certain — et Waldeyer lui-même n'a pas tardé à le reconnaître — que ce ne sont pas ces masses ganglionnaires, situées très souvent sur le trajet du nerf.

Et on n'a jamais encore trouvé des globules ganglionnaires dans les parois du cœur lymphatique, bien que depuis Volkmann on les ait cherchés à plusieurs reprises.

Digitized by Google

Mais même si l'on en avait trouvé ou si l'on voulait en inventer, comme autrefois l'a fait FRIEDLANDER pour les fragments encore mobiles du cœur sanguin (V. travaux du laborat. physiolog. de Würzbourg, II, 1867, p. 159) on n'aurait pas facilité l'explication, on l'aurait seulement rendue plus difficile, sinon inaccessible pour des cerveaux prévenus par la tradition ganglionnaire.

Un organe central ne produit pas de mouvement musculaire d'une manière spontanée, sans qu'il y arrive une irritation ou une cause qui le provoque.

Or nous avons déjà vu qu'il faut admettre pour les cœurs lymphatiques une irritation périphérique, bien que nous n'en connaissions pas encore la nature.

Mais s'il y a une irritation périphérique, elle peut agir tout aussi bien sur les ramifications intramusculaires des nerfs moteurs, et provoquer ainsi des mouvements, même s'il n'y a point d'organe central.

Et s'il y en avait un, l'on ne comprend ni sa nécessité ni son activité comme centre. Car le centre est superflu pour recevoir l'influence de l'irritation et pour produire le mouvement, s'il ne doit pas en même temps donner une certaine régularité dans la forme et dans la simultanéité du mouvement, si ce dernier n'est pas régularisé par d'autres conditions périphériques, comme cela a lieu dans le cœur sanguin.

Or c'est justement cette double régularité que nous voyons faire défaut dans le cœur lymphatique, après la destruction de la moelle ou de ses nerfs moteurs.

Donc il serait impossible de comprendre, d'après nos connaissances actuelles, quelle devrait et pourrait être la fonction de cet hypothétique centre nerveux.

Les plexus nerveux dans l'intérieur du cœur lymphatique sont complètement suffisants.

Quelques auteurs modernes pourraient être tentés d'al-

Digitized by Google

ler plus loin et de prouver avec la même logique, que le muscle « irritable » *sans le nerf* suffit déjà pour répondre à l'effet de l'irritation. Une telle conclusion n'est pas permise. Depuis que nous connaissons, *ou devrions connaître,* la différence entre la contraction idiomusculaire et la névromusculaire, on ne peut plus retourner aux anciennes idées de HALLER et de son école qui, abandonnées depuis longtemps, ont été exhumées par la nouvelle école française dans sa réaction très justifiée contre ce que j'ai toujours combattu sous le nom de préjugé ganglionnaire. C'est un recul qui va encore plus en arrière que le siècle passé. Car HALLER et son école ne distinguaient pas entre le muscle et la périphérie nerveuse intramusculaire, qu'ils ne connaissaient pas. Ils étaient donc dans leur droit. Mais aujourd'hui il faut admettre non seulement ce que le microscope a déjà montré à tous, mais même plus que cela. Il faut admettre une périphérie nerveuse, composée de fibres pâles sans myéline dans l'intérieur du fascicule (fibre secondaire) musculaire, qui ne dégénère pas par l'effet de la paralysie, qui n'est pas (primitivement) attaquée par le curare, mais dont l'excitabilité peut être fortement modifiée et diminuée par l'électrotonus, et dont l'existence doit être forcément admise, même si elle n'était jamais prouvée par le microscope.

Après la destruction de la moelle ou la section du nerf, le cœur lymphatique conserve dans ses pulsations, si elles sont bien visibles, la forme rythmique. Si l'on regarde le cœur dans sa totalité, le rythme peut même paraître accéléré, si les contractions se montrent successivement dans les différentes divisions du cœur limitées par les proéminences valvuleuses à l'intérieur. Dans ces cas, comme je me suis exprimé dans mon premier mémoire, une vraie diastole générale ne se voit plus. Mais là encore chaque division envisagée séparément possède sa diastole.

Digitized by Google

C'est encore cette forme rythmique de la contraction qui a été regardée par plusieurs auteurs comme une preuve de la présence d'un centre nerveux périphérique.

Dans le 9me volume des *Archiv fur physiologische Heilkunde* 1850, p. 22 et 220 j'ai publié mes recherches sur le rythme des contractions du cœur sanguin.

Dans ce mémoire je crois avoir suffisamment exposé que la forme rythmique d'un mouvement ne peut jamais être attribuée à l'activité d'un centre, que les ganglions ne la produisent pas, même dans le cœur sanguin.

Je regrette beaucoup que RANVIER (l. c., p. 123) dans l'exposition qu'il donne comme *l'historique de la physiologie de l'innervation du cœur* (p. 141) n'ait pas parlé de mon travail qui est antérieur à 1852, année avec laquelle il croit devoir commencer l'histoire de son sujet. S'il m'est permis de dire tout ce que je pense à cet égard, je dirai que l'époque choisie par RANVIER comme point de départ de son histoire, de 1852 jusqu'à peu près 1880, constitue justement la période de la décadence des connaissances de la physiologie de l'innervation du cœur, et qu'un très petit nombre de mémoires échapperont à l'oubli, auquel l'histoire de la science condamne les autres parus sur ce sujet pendant plus qu'un quart de siècle.

Dans mon mémoire de 1850 j'examine d'abord quelles sont les conditions qui peuvent produire la forme intermittente ou rythmique d'un mouvement. Évidemment il faut qu'une des conditions nécessaires du mouvement cesse et se rétablisse, car si les conditions restaient réunies, le mouvement devrait se continuer et devenir tétanique. Si la condition qui cesse n'est pas une irritation venant de dehors (artificielle) il faut, pour qu'un rythme régulier s'établisse, que cette condition soit épuisée ou rendue insuffisante par l'effet même du mouvement qu'elle a contribué à produire.

Digitized by Google

Ces généralités sont nécessairement applicables à tous les phénomènes intermittents que nous offre l'organisme.

Voyons maintenant quelles sont les conditions qui produisent un mouvement neuromusculaire. Il en faut trois. Le muscle doit être irritable, le nerf, excitable au moins dans sa dernière périphérie intramusculaire et une irritation qui agit sur ce nerf. Lorsque, comme dans le cœur (sanguin ou lymphatique), l'irritant peut agir directement sur la périphérie, il ne faut ni plus ni moins que ces trois conditions. La présence d'un centre nerveux périphérique ne pourrait que compliquer ces conditions.

Laquelle de ces conditions cesse pour produire le rythme du cœur ? Ce n'est pas l'irritation. Je crois avoir prouvé dans mon mémoire l'exactitude de l'opinion de Haller que le sang dans les cavités agit comme irritant (irritant intégrant et excitant dans le sens de Jean Müller) et non le sang dans les vaisseaux coronaires qui maintient l'irritabilité musculaire. (Ligatures de ces vaisseaux.) Le cœur est toujours assez humecté de sang pour être irrité. L'irritation peut être considérée comme permanente. Elle l'est en tout cas pour l'ouverture veineuse du cœur qui en est la partie la plus excitable. (Dans la partie inférieure du ventricule, l'irritation est souvent, mais *pas toujours*, oscillante, et parce qu'elle ne l'est pas toujours, elle ne peut pas servir à expliquer le rythme du ventricule.) L'irritation de la partie inférieure du ventricule est augmentée chez la grenouille par la tension après la contraction de l'oreillette.

Ce n'est pas l'irritabilité directe du muscle, car elle est permanente. On peut exciter la contraction idiomusculaire (le tétanos de quelques auteurs) pendant la systole et pendant la diastole, même pendant l'arrêt produit par l'irritation des vagues. Et une fois produite, cette contrac-

Digitized by Google

tion se maintient uniformément et pendant longtemps, pendant un nombre considérable de systoles et de diastoles.

L'ancienne opinion de FONTANA (*Ricerche filosofiche sopra la fisica animale*, Firenze, 1785, Cap. II) que le muscle sous une irritation continue soit rythmique par sa propre nature, opinion qui a été de nouveau répétée dans ces derniers temps, sans l'appuyer par de *nouvelles* preuves expérimentales, m'a toujours paru contraire aux faits.

On se voit donc forcé de chercher dans les nerfs musculaires la cause du mouvement rythmique du cœur. On doit supposer que les nerfs, chaque fois après avoir été excités par le sang, et après avoir transmis l'excitation, restent épuisés et se trouvent dans un état d'inexcitabilité relative, qui a besoin d'un certain temps jusqu'à ce qu'elle se soit perdue, pour rétablir l'efficacité de l'agent irritant sur le nerf moteur qui serait devenu de nouveau excitable. Une telle hypothèse expliquerait parfaitement les phénomènes du rythme du cœur.

Les expériences m'avaient en effet démontré :

1. Que dans chaque révolution du cœur il y a une certaine période dans laquelle on ne peut pas provoquer un mouvement neuromusculaire du cœur, en faisant agir une irritation simple sur sa surface ou dans son intérieur. Cette période doit toujours commencer après que le nerf a été actif, c'est-à-dire après qu'il a conduit vers le muscle l'excitation qui prépare la nouvelle systole. La durée de cette période inexcitable varie beaucoup avec l'excitabilité totale du cœur, et *peut* s'étendre très loin dans la diastole ou le repos, jusqu'à la proximité de la prochaine systole.

2. Quand sur le cœur de la grenouille en repos on irrite par un irritant nerveux quelconque un point très limité, nous aurons une systole complète qui part du point irrité. Ce dernier sollicité plus fortement que le reste du

Digitized by Google

cœur, se contracte avec plus d'énergie, ses nerfs plus fortement excités doivent entrer plus promptement dans l'état d'épuisement. En effet on voit, après une contraction rapide, le point irrité s'élever en diastole et former comme une bosse remplie de sang sur le reste du cœur, qui continue encore à se contracter. C'est un épuisement local après un excès local d'activité neuromusculaire.

3. Une autre conséquence de ma théorie, que le cœur n'est pas capable de montrer un vrai tétanos nerveux, a été pleinement confirmée par plusieurs observateurs, mais les deux premières séries 1° et 2° de mes observations qui me servaient depuis longtemps de base expérimentale dans mon exposition de l'innervation du cœur, ont dû attendre à peu près trente ans leur confirmation de la part d'autres expérimentateurs. Et encore, je regrette de le dire, c'est au tâtonnement et au hasard qu'est due leur confirmation, et non pas au désir d'examiner la base d'une théorie, qui ne me paraît pas moins digne d'occuper l'attention des expérimentateurs que l'hypothèse ganglionnaire.

Cette théorie, qu'on pourrait appeler d'*épuisement*, me paraît vraie pour le cœur sanguin, mais on ne pourrait pas l'appliquer sans quelques modifications pour expliquer le rythme dans les pulsations du cœur lymphatique. Ces modifications qui rentrent dans le cadre général de la théorie des mouvements intermittents, comme nous l'avons tracé plus haut, on ne pourra les indiquer qu'après avoir étudié 1° l'influence de l'action réflexe sur le cœur lymphatique, 2° les changements que la tétanisation de leur nerf moteur produit dans ce cœur. Nous nous occuperons de ces sujets dans un prochain mémoire.

Genève, février 1884.

Digitized by Google

Digitized by Google

DESCRIPTION

D'UN

EMBRYON HUMAIN

DE

CINQ MILLIMÈTRES ET SIX DIXIÈMES

PAR

HERMANN FOL

Avec les planches XVI, XVII, XVIII, XIX et XX

La série des embryons humains qui ont été étudiés jusqu'à ce jour présente plusieurs lacunes fâcheuses. La plus grande est assurément celle qui concerne le développement depuis le premier jusqu'au 15me jour. Les pièces très rares qui appartiennent à cet âge et qui ont été décrites, l'ont été d'une façon insuffisante et il est même difficile de deviner à quel point nous devons les considérer comme conformes au développement normal de l'espèce humaine. D'importants problèmes, celui par exemple de l'origine de l'allantoïde chez l'homme attendent encore leur solution. Ce n'est malheureusement pas une de ces phases précoces que j'ai eu l'occasion d'étudier.

Mais il est, chose singulière, une autre lacune assez

Digitized by Google

grande qui subsiste malgré tous les efforts que des embryologistes tels que Kölliker et que His ont fait pour compléter leurs séries. C'est celle qui sépare les embryons de 4 millimètres environ de longueur, de ceux de 7 millimètres et une fraction. Allen Thomson (2), Coste (4) et His (23) ont observé chacun un embryon d'environ 4 mm. de longueur et que nous sommes d'autant plus autorisés à considérer comme normaux, qu'ils concordent fort bien entre eux quant à l'aspect et à la forme générale. Celui de His, désigné par l'auteur avec la lettre α, a eu les honneurs d'une étude anatomique complète, faite par la méthode des coupes et des reconstructions, avec un soin et une habileté remarquables.

De là nous sautons à des embryons de 7^{mm}, 7 $^1/_2$, 7 $^3/_4$ mm. de longueur dont on connaît plusieurs exemplaires très bien conservés et peu différents les uns des autres quant aux formes extérieures. C'est ici que viennent se placer un cas observé par Allen Thomson (2) dont Kölliker (14) a reproduit la figure, un cas figuré par Coste (4), un par Waldeyer (6) et enfin trois cas décrits et dessinés par His (23) dont deux ont été soumis à une étude anatomique des plus soigneuses par cet auteur. Je possède moi-même de nombreux dessins, des photographies et une série de 381 coupes d'un embryon de cet âge, qui mesurait 7^{mm}, 6.

Entre ces deux formes, maintenant bien connues, surtout grâce au magnifique ouvrage de His, les intermédiaires font défaut, et cette rareté semble singulière, comparée à la fréquence relative des embryons de 7 à 8 mm. Jusqu'à présent il n'y a que deux embryons dont His donne seulement les contours extérieurs (23) qui dépassent le chiffre de 4 mm. L'un des deux était déchiré, plié, abîmé, l'autre paraît bien conservé et, à en juger par la figure, pouvait avoir 5 mm. de longueur. Son plus

Digitized by Google

grand diamètre n'est pas indiqué dans le texte. L'étude anatomique n'en a pas été faite.

J'ai cherché à combler cette lacune par une étude aussi complète que possible d'un embryon long de $5^{mm},6$, qui m'a été remis par une sage-femme.

La pièce se trouvait déjà dans l'alcool lorsqu'elle parvint jusqu'à moi, mais elle n'était dans ce liquide que depuis un jour ou deux tout au plus. Le chorion était entier et couvert de villosités sur toute sa surface. En l'ouvrant, je trouvai l'amnios encore intact mais renfermant, au lieu d'un liquide clair, une quantité de flocons et de filaments. Cet aspect n'a rien d'anormal ; c'est celui qu'on observe chez des embryons de mammifères ou d'homme, à cette époque du développement, chaque fois qu'on plonge le fruit tout entier directement dans un liquide alcoolique. En ouvrant l'amnios, la plupart de ces flocons purent être écartés par simple lavage, mais d'autres se trouvèrent adhérents à la surface de l'embryon, surtout d'un côté et je ne pus les enlever qu'en partie, pour ne pas risquer d'endommager l'embryon lui-même.

Le dépôt fibrineux adhérait surtout sur le flanc gauche de l'embryon. Rapprochant cette circonstance du fait que je pus constater plus tard, de la quantité extrêmement faible de sang que contenaient les veines superficielles de ce flanc gauche, j'ai été amené très naturellement à me demander si j'avais bien réellement affaire à un embryon normal. D'autre part, l'aspect de tout l'embryon n'a rien qui puisse éveiller l'idée d'une déviation dans son développement. Sa forme et ses proportions s'accordent trop bien avec ce que l'on sait d'individus plus jeunes ou plus avancés. Son anatomie ne présente aucune irrégularité. Nous avons donc affaire à une forme typique, ce qui n'exclut pas l'hypothèse d'un processus pathologique datant de quelques heures avant l'expulsion et trop récent

Digitized by Google

pour avoir exercé une influence sur les formes extérieures ou anatomiques.

Je n'ai aucun renseignement direct sur l'âge de mon embryon. A en juger par sa taille, comparée à celle d'individus dont l'âge a pu être déterminé avec plus ou moins de vraisemblance, il serait à peu près du 25me jour. La grande rareté des expulsions à cet âge est curieuse, surtout si nous la comparons à la fréquence relative des embryons expulsés avec une longueur de 7 ou 8 mm. et à un âge que l'on s'accorde à considérer comme variant du 28me au 32me jour. His a réuni toutes les données positives que l'on possède sur l'âge des embryons humains précoces dans un chapitre et des tableaux très bien faits (23, II, p. 22 et suiv.). Le nombre de 25 jours avec un écart possible de un à deux jours en plus ou en moins est celui qui cadre le mieux avec les autres chiffres de ce tableau.

Partant de cette donnée que nous pouvons provisoirement considérer comme exacte, il est facile de s'expliquer pourquoi les embryons humains de 4 à 7 mm. sont tellement plus rares dans les collections que ceux de 7 à 8 mm. Cette dernière dimension correspond à un âge de 28 à 30 jours, c'est-à-dire à l'époque de la première règle après le commencement de la grossesse, moment éminemment favorable à l'expulsion prématurée du fruit. En revanche les jours qui précèdent le retour de la menstruation paraissent peu favorables à un accouchement prématuré ; la chose semble toute naturelle.

Si malgré cela un embryon peut être expulsé à une grosseur de 5 à 5 $^1/_2$ mm. qui, d'après les tables de His correspondrait à un âge de 23 à 25 jours, l'on peut admettre deux explications de ce fait très exceptionnel. Ou bien il est survenu quelque accident pendant les jours qui précèdent celui où les règles devaient normalement se re-

Digitized by Google

présenter, ou bien l'on a affaire à des embryons dont le développement n'a commencé qu'à la fin des règles précédentes.

La plupart des gynécologistes admettent comme un axiome que l'effet de la cohabitation ne saurait se maintenir pendant la menstruation et que la conception doit, dans l'immense majorité des cas, avoir lieu au début de la période menstruelle. Hasler a réuni dans des tables une série de cas sur lesquels il avait pu réunir des renseignements certains et sa conclusion est d'accord avec l'opinion généralement admise par les spécialistes. Néanmoins la possibilité d'une conception tardive ne semble pas absolument exclue dans des cas exceptionnels ; elle expliquerait les expulsions si rares d'embryons de 5 à 6 mm. qui se trouveraient donc n'avoir que 23 à 25 jours, au moment où la première règle après la conception cherche en quelque sorte à se faire jour. Mais laissons de côté ce point discutable pour passer à la description de la pièce elle-même.

Avant d'aborder notre description, il sera bon de nous entendre sur la façon dont il convient d'orienter l'embryon et d'en désigner les directions principales. Les termes de haut et de bas, d'avant et d'arrière, lorsqu'on les rapporte à l'embryon, considéré dans son entier et avec toutes ses courbures, ne peuvent que rendre la description confuse, puisqu'elles se rapportent à un être replié de telle façon que ces rapports sont, dans certaines régions, l'inverse de ceux que nous rencontrons chez l'homme adulte. A cette orientation, nous préférons de beaucoup celle qui reste la même pour les parties analogues, malgré tous les changements de position que leur font subir les diverses courbures de l'axe embryonnaire. Nous prenons pour axe la chorde dorsale ; cet axe est recourbé en forme de C chez notre embryon, mais il a été

Digitized by Google

droit à un stade plus précoce, et il se redressera plus tard. Tout ce qui se trouve du côté concave de cet axe est, pour nous, le côté hémal, ventral ou antérieur, ce qui le dépasse du côté convexe appartiendra au côté neural, dorsal ou postérieur. Les régions pariétales se trouvent à droite et à gauche de l'axe, dont nous devons en outre distinguer les deux extrémités, l'une orale, céphalique ou supérieure, l'autre anale, caudale ou inférieure.

L'embryon (Pl. XVI) débarrassé de ses enveloppes et dessiné dans le liquide alcoolique, à la lumière incidente, se montre courbé comme la lettre C. Son front est presque en contact avec le contour externe du cœur; cette partie de la tête a un contour fortement recourbé, auquel fait suite une ligne presque droite qui passe devant l'entrencéphale, pour se terminer au mésencéphale (Pl. XVI, fig. 2, *me*). Une encoche s'interpose entre la saillie arrondie de la vésicule moyenne du cerveau et la saillie allongée (Fig. 1 et 2, *fr*) qui commence par le rudiment du cervelet (Fig. 5, *epe*) et se continue par la voûte mince et transparente de la fosse rhomboïdale (Fig. 1, *fr*). Entre la ligne droite du sommet de la tête et une ligne tangente au point le plus saillant de la voûte de la fosse rhomboïdale, l'angle est de 60° environ. Cette voûte n'est pas ratatinée comme c'est le cas chez des embryons mal durcis, mais se montre tendue, gonflée et pellucide comme chez un embryon vivant. Cette membrane occupe un espace qui a bien la forme d'un rhombe dont on ne voit naturellement que deux côtés sur une vue de profil. L'angle antérieur est obtus, l'angle postérieur très aigu, les angles latéraux, presque droits. En arrière de la fosse, le contour forme un angle de 110° environ, dont le sommet marque à peu près la limite entre la tête et le sommet du cou.

La région cervicale est à peu près droite. Sur ses côtés

Digitized by Google

se voient nettement de légers sillons transversaux répondant aux limites entre les myomères ou plaques musculaires qui dérivent de la partie superficielle de chaque somite. Les myomères étant à cheval sur deux vertèbres, il en résulte que la région cervicale avec ses 7 vertèbres s'étend jusqu'au 8° somite. A la hauteur de la 7me et de la 8me plaque musculaire, la région cervicale passe par un angle obtus de 125° environ, et une courbe peu accentuée à la région dorsale, dont le profil légèrement arqué fait suite à cet angle. La région lombaire et la région sacrée sont courbées presque en demi-cercle (Fig. 2 *s*), tandis que la région coccygienne se redresse un peu (Fig. 1 *q*), tout en se déjetant vers la gauche (Fig. 3). Cette dernière partie est entièrement libre et prend la forme cylindro-conique que nous sommes habitués à désigner sous le nom de queue.

L'on a beaucoup discuté (Ecker, 16, 18, 20, 22, Gerlach, 17, His, 19, 21) sur la question de savoir si l'embryon humain possède ou ne possède pas de queue. Cette discussion nous semble parfaitement oiseuse, car à nos yeux, tout ce qui se trouve en arrière du sacrum mérite, au point de vue de l'anatomie comparée, le nom de queue. Peu importe que ces vertèbres post-sacrales soient saillantes ou qu'elles soient noyées dans les muscles ; leurs homologies restent toujours les mêmes. Je rappelle du reste en passant que cette question est sans relation avec les hypothèses de l'origine simienne de l'homme, et cela pour la simple raison que c'est parmi les singes que l'on rencontre à la fois les queues les plus longues (30 vertèbres) et les plus courtes (4 ou même 3 vertèbres). L'homme avec ses 4 ou 5 vertèbres coccygiennes est donc plus favorisé sous ce rapport que plusieurs des singes anthropomorphes. Il est certain en tout cas que le nombre des vertèbres n'est pas plus considérable chez l'embryon de cet âge que chez

Digitized by Google

l'adulte. Notre petit fœtus n'a que 33 somites en tout, 34 si l'on compte comme unité la dernière partie encore indivise, et comme le nombre des somites dépasse d'une unité celui des vertèbres correspondantes, il est clair qu'il manque à l'embryon encore une vertèbre ou deux.

Le bord ventral ou concave de l'embryon présente un contour beaucoup plus accidenté que son bord dorsal ou convexe. Entre le front et le processus maxillaire (Pl. XVI, fig. 1 et 2 *m*) se trouve la profonde échancrure qui marque l'entrée de la bouche. La bifurcation du bourrelet maxillaire en processus maxillaire supérieur ou inférieur existe et se retrouve sur les coupes (Pl. XVIII, fig. 26 à 28), mais je n'ai pu réussir à la voir nettement sur l'embryon entier, à cause des petits caillots fibrineux qui sont restés adhérents dans les anfractuosités. Trois sillons profonds, et décroissant à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité céphalique, séparent l'arc maxillaire (Fig. 2 *m*) de l'arc hyoïdien (*h*), celui-ci du premier arc branchial (b^1) et ce dernier, du tout petit arc branchial N° 2 (b^2). Ces sillons sont transversaux, c'est-à-dire perpendiculaires à la direction de la partie correspondante de la chorde. Le diamètre dorso-ventral de la région céphalique diminue régulièrement d'avant en arrière. Il n'y a ni menton ni limite entre la tête et le cou.

La protubérance cardiaque (Fig. 1 et 2 *c*), sur laquelle la tête vient s'appuyer, présente plusieurs saillies légères dont l'une située à son bord supérieur, vis-à-vis du front, répond au bulbe aortique, la seconde (Fig. 2 *cr*) placée inférieurement, contient le ventricule encore unique et la troisième, visible seulement sur les côtés, au bord dorsal de l'aorte et du ventricule, est produite par l'oreillette, également unique. Une légère protubérance, située entre le ventricule et le membre antérieur (Fig. 2 *ma*), indique la position du foie, (comparez Pl. XVII, fig. 12 à 16 *f*).

Digitized by Google

Immédiatement au-dessous du cœur, vient une région amincie du corps, qui s'incline vers la droite et se prolonge, par une large attache, dans le cordon ombilical (Fig. 2 *co*). Le canal vitello-intestinal occupe le bord supérieur de ce large conduit, dont les parois sont en continuité avec celles du corps et entourent, en outre, l'allantoïde et ses vaisseaux. Inférieurement, l'insertion du cordon s'étend jusqu'à l'endroit où la queue se détache du corps, en sorte que toute la paroi de l'abdomen, depuis le cœur jusqu'au bas de la région du bassin se trouve largement ouverte, dès que l'on vient à enlever le cordon ombilical.

Sur les côtés de la tête, on distingue assez nettement, à droite, la coupe rétinienne (Fig. 2,*o*), visible au travers de la couche ectodermale. Le bourrelet interne correspond à la partie invaginée de la paroi, la ligne externe, à la paroi extérieure (Pl. XIX, fig. 36 à 40, *cr*). Sur le côté gauche (Fig. 1), le rudiment de l'œil est peu distinct, sans doute à cause du dépôt fibrineux dont j'ai déjà parlé. Une légère saillie, au côté dorsal de l'œil, marque l'endroit où se forme le ganglion de Gasser. Une autre saillie longitudinale réunit les bases des arcs branchiaux, et une troisième éminence, mal définie, séparée de la précédente par un léger sillon, se trouve sur le prolongement de la ligne des myomères.

Sur les côtés du corps, se distingue un bourrelet longitudinal, arqué comme l'embryon lui-même et bordant, du côté ventral, la ligne des somites. Ce bourrelet de Wolf, dont le membre antérieur et le membre postérieur semblent n'être que des excroissances, indique la position du rein primitif qu'il recouvre. Un second bourrelet, parallèle au premier, mais moins marqué, l'accompagne du côté ventral. Les membres sont tout à fait minces et aplatis à leur base, en sorte qu'ils sont implantés sur le

Digitized by Google

sommet du bourrelet de Wolf par une ligne allongée. Leur partie libre prend, au contraire, une forme épaisse et courte, à peu près triangulaire pour le membre antérieur (Pl. XVI, fig, 1 et 2 *ma*), un peu ovale pour le membre postérieur (Fig. 1 et 2 *mp*). L'un et l'autre se dirigent d'abord latéralement, puis leur extrémité se recourbe du côté ventral et vient s'appliquer contre le corps ; cette courbure est visible surtout en ce qui concerne le membre antérieur (Pl. XVII, fig. 5 à 8 *ma*).

La longueur totale du corps de notre embryon, mesurée de l'extrémité de la tête jusqu'à celle de la queue en suivant le bord dorsal, est de 14 $^1/_2{}^{mm}$. Entre le bord supérieur du membre antérieur et le sommet de la tête, j'en compte 7,35 soit plus de la moitié du chiffre total. Entre le membre antérieur et postérieur il n'y a que 2^{mm} 95 et du bord postérieur du membre inférieur jusqu'au bout de la queue, 2^{mm}. La hauteur du membre antérieur mesurée à sa base est de 1^{mm}, celle du membre postérieur 1^{mm}, 2.

Pour arriver à connaître les détails anatomiques de mon embryon, je l'ai divisé en une série de coupes parallèles. La direction des coupes a peu d'importance, car pour peu que les sections soient strictement parallèles, il est toujours possible d'en faire la reconstruction ; toutefois je me suis arrêté à une direction parallèle à la ligne droite que présente le bord dorsal du cou, afin de couper la région des arcs branchiaux en travers et de diminuer le nombre des coupes à reconstruire, car la ligne indiquée est perpendiculaire au plus petit diamètre de l'ensemble de l'embryon. Malgré cela le nombre total des coupes est de 164. L'opération fut faite malheureusement avant que j'eusse entre les mains un microtome perfectionné et avant la publication du procédé de coloration de Grenacher. La pièce colorée en

Digitized by Google

entier au carmin ammoniacal et inclue dans la paraffine fut mise en coupes dans un microtome à vis micrométrique. Les coupes de $^1/_{50}$ de mm. en moyenne sont toutes utilisables et la grande majorité est irréprochable. Le parallélisme en est sensiblement parfait. Il n'y a d'irrégulières que quelques-unes des premières coupes, celles qui correspondent encore à la région cervicale. Un accident survenu pendant l'inclusion a privé l'embryon de son membre antérieur de droite, cassé tout à sa base (Pl. XVII, fig. 5). Le membre postérieur de gauche fut aussi un peu endommagé (Pl. XIX, fig. 42-47).

Pour combiner ces coupes, j'ai commencé par les photographier toutes au même grossissement qui était de 14 diamètres. Puis j'ai divisé quelques épreuves photographiques de l'embryon entier, faites au même grossissement, par des lignes menées dans le sens des coupes et j'ai reporté les lignes de contour des divers organes, par abscisses, sur la ligne correspondant à chaque coupe. C'est un travail excessivement long que j'ai réussi à abréger quelque peu par l'emploi de plaques de verre, munies de lignes parallèles de diverses couleurs. L'une de ces plaques étant posée sur la photographie de la coupe à reporter, l'autre placée au bord de la ligne qui correspond à cette coupe, en faisant coïncider les bords de la figure avec les mêmes lignes colorées, il est facile de trouver et de marquer les points marginaux de chaque organe. Quelques coupes se sont trouvées un peu déformées par la manière dont elles avaient été atteintes par le rasoir ; cette cause d'erreur n'est pas dangereuse, car il est facile de la reconnaître et de la corriger, surtout si elle est exceptionnelle, comme c'est le cas dans notre série.

Ces procédés donnent une représentation très suffisante des organes à contours simples, des vaisseaux sanguins,

Digitized by Google

du tube digestif. Mais les parties de formes très compliquées, telles que le pharynx avec ses poches branchiales, ne sauraient être bien comprises sans une représentation dans l'espace. Pour obtenir un modèle plastique de cette partie du corps, j'ai eu recours à des découpages collés les uns sur les autres. La photographie de chacune des 35 coupes allant du n° 45 au n° 79 (fig. 8 à 22 des Pl. XVII et XVIII), faite au même grossissement de 14 diamètres, fut collée sur un carton qui lui donnait l'épaisseur voulue de $0^m,28$, puis découpée de manière à laisser voir d'un côté les poches entodermales, de l'autre les poches ectodermales; le foie, le cœur, l'aorte, le célome, le système nerveux central et ses cavités furent également découpés. Les découpures furent enfin collées les unes sur les autres. Sans cette reconstruction plastique extrêmement fastidieuse d'un tiers environ de l'embryon, je ne serais pas parvenu à saisir les formes particulièrement compliquées que présente la région reconstruite.

Les figures des Pl. XVII-XX représentent un choix de 49 coupes toutes au même grossissement de 14 diamètres. Les couleurs sont purement théoriques et destinées à faciliter l'intelligence du dessin qui sans cela paraîtrait assez confus. La couleur verte sert à désigner l'entoderme et ses dérivés, le bleu, la couche ectodermale, le violet, le système nerveux central, le jaune, les organes urinaires, le rouge, les vaisseaux sanguins, le noir, le mésoderme et la chorde dorsale. Les mêmes couleurs conventionnelles sont appliquées également aux reconstructions de la planche XX, sauf que le bleu désigne ici les veines, le rouge, les artères.

Sans faire la description détaillée des coupes qui s'expliquent assez d'elles-mêmes, je passe directement à celle des divers systèmes d'organes dont les coupes et les reconstructions pourront nous donner une idée suffisante.

Digitized by Google

SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

L'organe cérébro-spinal est tout entier tubulaire. La lumière du tube a, dans les sections transversales, la forme d'une fente dirigée dans un sens dorso-ventral et cela pour toute la longueur de la moelle (Pl. XVII-XX, fig, 4-48, *msp*). La section de la moelle est un ovale ou une ellipse allongée; les parois, épaisses sur les côtés, constituent deux plaques, reliées par des commissures minces au bord ventral et au bord dorsal. La lumière du canal ne s'élargit qu'à l'extrémité de la queue (Pl. XIX, fig. 36-38, *msp*), où elle prend une forme arrondie, et dans l'encéphale où sa capacité devient très grande. Les coupes transversales du postencéphale, si nous en suivons la série de bas en haut (Pl. XVII, fig. 2-16), nous montrent un élargissement toujours plus grand de la commissure dorsale qui devient membraniforme et constitue la voûte amincie de la fosse rhomboïdale. En avant des otocystes, cette membrane forme plus de la moitié du contour de la moelle allongée (Pl. XVIII, fig. 17-30, *fr*); puis elle se rétrécit et fait place à une voûte plus épaisse, à l'endroit où l'épencéphale commence à se former (Pl. XIX, fig. 38-42, *epe*). Les parties latérales épaissies de la moelle allongée présentent, dans la partie inférieure, un sillon longitudinal de part et d'autre (Pl. XVII, fig. 3-12), sillon qui se bifurque par places (fig. 3 et 8) et qui donne au canal cérébro-spinal une forme quadrangulaire avec prolongement du côté ventral. Ces sillons s'effacent déjà au-dessous du niveau des otocystes et ne reparaissent pas plus haut.

Les parois de la partie antérieure de l'encéphale (Pl. XIX, fig. 36-49) ont une épaisseur assez uniforme. Ici le canal cérébro-spinal s'étale en largeur au niveau du

Digitized by Google

mésencéphale (fig. 45-49, *me*), tandis qu'il s'étend plutôt en hauteur dans l'entrencéphale et le prosencéphale (fig. 36-47, *ee* et *pre*). Vers la base de l'entrencéphale, (Pl. XIX et XX, fig. 34-37, *cr*) le 3me ventricule envoie des prolongements dans le pédoncule des coupes rétiniennes.

La Pl. XX donne les reconstructions du système nerveux central. La fig. 50 le représente tel qu'on le verrait après l'avoir mis à nu par la dissection, si la dissection était possible. Dans la fig. 49 il est supposé fendu en longueur, suivant le plan médian, de telle façon que le regard du spectateur plonge dans sa cavité interne. Le plan de cette section coïncidant avec celui de la plus grande étendue du canal médullaire, ce dernier semble plus considérable qu'il n'est en réalité. Dans la moelle allongée, le canal s'élargit en un véritable ventricule, dont les parois ne sont épaisses que sur les côtés de la partie ventrale, et le cerveau mérite à la lettre le nom de vésicules cérébrales qu'on lui donne à cette époque, avec ses parois d'épaisseur uniforme.

L'on remarquera en outre que, si le système nerveux central répète en général la ligne de courbure dorsale de l'embryon, il s'en écarte pourtant dans la région céphalique. La moelle allongée est deux fois plus profonde que la moelle et, en avant de la première, se trouve un angle brusque de près de 360°, une sinuosité profonde (Pl. XX, fig. 49 et 50) dont le sommet correspond au milieu du mésencéphale (*me*) et à l'angle presque droit que forme ici le contour de la tête. Dans ce repli qui est celui de la selle turcique, l'on voit pénétrer le processus hypophysaire de la muqueuse buccale (fig. 49, *hy*).

La division de l'encéphale dans ses trois vésicules primitives est encore assez confuse. L'on distingue, au bord céphalique de la fosse rhomboïdale deux bourrelets obli-

Digitized by Google

ques (Pl. XVI, fig. 2, *epe*) qui se rencontrent, à peu près à angle droit et sont les rudiments du cervelet. Le mésencéphale ou corps quadrijumeaux (Pl. XX, fig. 46 et 50, *me*) est mal délimité et partagé par un sillon transversal accompagné d'un ou deux sillons plus petits. Sa base forme de chaque côté un fort bourrelet semi-circulaire, saillant dans la cavité de la vésicule cérébrale (Pl. XIX, fig. 46-48, Pl. XX, fig. 49, *me*) et qui accompagne le contour de l'échancrure de la selle turcique. Le prosencéphale ou hémisphère (fig. 49 et 50, *pre*), très petit, ne présente pas encore de division en deux lobes. Sa communication avec le reste du tube cérébro-spinal est très large et ne mérite encore en aucune façon le nom de trou de Monro. Les lobes olfactifs ne sont pas encore formés; je ne sais si les légères excroissances creuses qui se voient à la partie antérieure du prosencéphale (Pl. XIX, fig. 37, *lo*) en sont une première indication.

Les pédoncules rétiniens sont encore creux. Leur entrée à la base de l'entrencéphale (Pl. XX, fig. 49, *r*), à la limite entre cette vésicule cérébrale et celle du prosencéphale, est allongée en forme de fente presque parallèle au contour externe de l'entrencéphale. Ce canal aplati (Pl. XIX, fig. 36, *cr*) aboutit aussitôt à une vésicule dont la cavité est réduite à une fente par le fait que sa moitié latérale ou distale est renfoncée dans la moité interne ou proximale. L'organe tout entier a la forme d'une coupe régulièrement arrondie (Pl. XIX, fig. 37-40, *cr*) sauf à son bord inférieur, c'est-à-dire voisin de l'entrée de la bouche qui est échancré (Pl. XX, fig. 34 et 35, *cr*; cette échancrure a été omise par la faute du lithographe sur la fig. 50, Pl. XX). Le nerf optique ne vient pas aboutir vis-à-vis du milieu de la coupe rétinienne, mais plutôt à sa partie inférieure, près du bord échancré. Le cristallin n'est encore indiqué que par un léger épaississement de l'épiderme, vis-à-vis de la cavité de la coupe.

Digitized by Google

La base de l'entrencéphale, dans la partie qui avoisine l'incisure de la selle turcique (*st*), forme une sorte de bourrelet marginal, suivi d'un rétrécissement qui rappelle la forme d'un rail de chemin de fer. La cavité interne prend sur les sections une forme de *T* qui répond exactement au contour externe (Pl. XIX, fig. 36-39, *hp*). C'est ce double bourrelet ou, si l'on veut, cette gouttière qui est embrassée par le cœcum hypophysaire et qui se détachera plus tard pour former la partie nerveuse de l'hypophyse. Elle s'efface d'une part vers la base du mésencéphale (Pl. XIX, fig. 39-41 *hp*) et d'autre part vers la base du prosencéphale (Pl. XX, fig. 33 et 34).

La vésicule auditive ou otocyste (Pl. XX, fig. 49 et 50, *ot*) est complètement close sur elle-même, mais, sur une vue de profil, elle semble simplement pyriforme. Les coupes (Pl. XVII et XVIII, fig. 16-21, *ot*) nous montrent cependant que sa partie supérieure constitue une sorte de récessus distinct, sans doute l'origine première de l'aqueduc du vestibule.

Les fossettes nasales ne sont encore que faiblement indiquées. Je crois, du moins, pouvoir considérer comme le rudiment de ces organes les épaississements un peu infléchis de l'ectoderme que l'on voit sur les côtés du prosencéphale sur les fig. 37-39 (Pl. XIX).

CHORDE DORSALE

La chorde (Pl. XX, fig. 49 *ch*) ne dépasse guère la base de l'hypophyse. Elle suit partout de très près le contour dorsal du tube digestif et s'écarte du système nerveux central partout où l'entoderme s'en sépare, surtout au-dessus de l'otocyste et dans la partie supérieure de la région cervicale. Sur les coupes, elle se présente

Digitized by Google

sous forme d'un amas arrondi de cellules embryonnaires qui se trouvent au nombre de 5 ou 6 sur chaque section. Elle se renfle un peu à son extrémité antérieure (Pl. XVIII, fig. 27-30), et présente d'autre part un élargissement notable dans les régions lombaire et sacrée (Pl. XX et XIX, fig. 31-48, *ch*) en sorte que sa coupe prend la forme d'une ellipse posée en travers. A l'extrémité postérieure de la queue (fig. 35 et 36, *ch*), elle redevient très mince et finit par disparaître, près de l'endroit où les tubes digestif et médullaire se confondent en une masse commune.

L'ENTODERME

Le tube digestif commence par une bouche (Pl. XX, fig. 49, *B*) très largement fendue et limitée par l'arc maxillaire et le processus maxillaire supérieur qui commence à peine à être distinct. La membrane qui séparait primitivement l'enfoncement ectodermal de la partie entodermale de la cavité n'existe plus. La voûte de la vaste cavité buccale primitive, donne naissance du côté dorsal au cœcum hypophysaire (fig. 49, *hp*). Ce cœcum a la forme d'une gouttière à doubles parois, coupé carrément à son sommet. Les parois très minces, laissent entre elles un espace en forme de croissant, dont le diamètre dorso-ventral diminue rapidement de l'entrée vers le sommet (Pl. XX et XIX, fig. 33-36, *hp*). Le côté concave du croissant embrasse cette portion de la base de l'entrencéphale qui a la forme d'un rail de chemin de fer.

Du côté du plancher de la cavité buccale, les processus maxillaires inférieurs, quoique réunis sur la ligne médiane, sont cependant encore séparés par une échancrure (Pl. XVIII, fig. 26-30, *mi*) qui s'arrête subite-

Digitized by Google

ment avant d'avoir atteint le bord postérieur de l'arc (Pl. XVIII, fig. 25, 24 et 23). C'est à peu près à la hauteur du milieu de l'arc hyoïdien que la gouttière fait place à une saillie (fig. 20, 19 et 18), située sur la ligne médiane et qui représente l'origine de la langue. Du fond de l'angle que forme le sillon avec l'éminence qui lui succède, part un cordon de cellules, colorées exactement au même point que celles de l'éphithélium buccal (Pl. XVIII, fig. 20 et 19, *tr*). Ce cordon s'élargit brusquement, vers le bord postérieur de l'arc maxillaire, en une petite vésicule creuse, arrondie, que je considère comme l'origine de la glande thyroïde (Pl. XVIII, fig. 18 et 17, *tr*, Pl. XX, fig. 49, *tr*). L'organe tout entier a une longueur de 80 μ. Cette même vésicule se retrouve, dans une position légèrement plus basse, chez un embryon de 7^{mm} et 6 dixièmes, c'est-à-dire de 4 semaines révolues que j'ai étudié et dont je possède une série de 381 coupes, ayant chacune l'épaisseur de 0015^{mm}. Sur ces coupes, je retrouve la vésicule dont la position correspond très exactement à celle de l'organe que His a décrit chez des embryons de 7 à 8^{mm}. His croit voir une ligne qui s'étendrait dans la direction du dos de la langue et qui montrerait que le cœcum thyroïdien dérive d'un enfoncement de la surface de cet organe. Born (24) représente de la même manière le rudiment de cette glande chez l'embryon de cochon. J'ai revu, sur mon embryon, la ligne dont parlent Born et His, mais elle m'a paru appartenir uniquement au mésoderme; peut-être faut-il considérer cette ligne comme un reste de la soudure des deux moitiés de la langue dans sa région antérieure. En tout cas, je puis affirmer qu'elle ne se montre que plus tard et n'a rien de commun avec l'origine de l'organe visible seulement chez des embryons de moins de 6^{mm} et se trouve bien en avant du point où ces anatomistes la supposent.

Digitized by Google

L'arc hyoïdien (Pl. XVI, fig. 2, *h*), un peu plus petit que l'arc maxillaire, est divisé par un léger sillon vertical, c'est-à-dire parallèle à l'axe de la tête, en une portion basale et une portion ventrale (Pl. XVIII, fig. 20, à droite). Il en est de même du premier arc branchial (Pl. XVI, fig. 2, b^1) qui est de moitié plus petit que l'arc hyoïdien (Pl. XVI, fig. 11-14, b^1). Le second arc branchial (Pl. XVI, fig. 2 et Pl. XVII, fig. 10-11, b^2) est beaucoup plus petit encore, recouvert en partie par le précédent, en sorte qu'il n'apparaît que comme un tout petit mamelon, situé dans la profondeur de la fossette.

Les FENTES BRANCHIALES ne sont ouvertes qu'en très petite partie. Elles se composent chacune d'une poche entodermale de forme complexe et d'un sillon ectodermal, assez exactement transversal, qui vient à sa rencontre et se met en contact intime avec la partie la plus saillante de la poche. Ce point de soudure des deux feuillets, qui est morphologiquement une fente, se trouve assez loin du bord ventral du cou pour la fente hyomandibulaire (Pl. XVIII, fig. 24 et 25, *1*), puis se rapproche, d'arc en arc (Pl. XVII, fig. 1 , *2*, fig. 13, *3*, fig. 12, *4*), toujours davantage de la face ventrale qui est celle où la 3me fente vient s'ouvrir.

La première fente (Pl. XX, fig. 49, *1*) est comprise entre l'arc maxillaire et l'arc hyoïdien. Nous pouvons la nommer fente hyo-mandibulaire, ou bien encore spiracle, car c'est l'homologue de l'ouverture que les sélaciens et d'autres anamnions présentent en avant des branchies proprement dites et qui porte ce nom. Le cœcum entodermal est dirigé obliquement, comme les poches suivantes, mais plutôt vers le côté dorsal (Pl. XVIII, fig. 23-25, *1*). Sa profondeur est minime, mais le cœcum ectodermal est plus allongé et vient le rencontrer. La soudure entre les deux feuillets est complète, de telle

Digitized by Google

façon que la muqueuse buccale se met en continuité avec la partie correspondante de l'épiderme ; seulement cette soudure est de peu d'étendue et ne se rencontre que sur deux ou trois coupes successives (Pl. XXIII, fig. 24, *1*). Quoique le canal ne soit pas ouvert, la fente existe à mon avis, car, je le répète, la soudure des deux feuillets est accomplie et un corps étranger pourrait traverser la fente sans les déchirer. Le niveau du spiracle répond à l'endroit où la hauteur de la cavité buccale diminue brusquement et où sa section passe de la forme d'un carré long à celle d'un segment de cercle (Pl. XVIII, fig. 23 et 21).

La seconde fente, ou fente hyo-branchiale [1], s'étend obliquement sur les côtés et dans une direction ventrale ; elle est plus profonde que la précédente et atteint presque la surface externe du cou. Le point de soudure n'est du reste pas visible à la surface, car il est recouvert en majeure partie par l'arc hyoïdien (Pl. XVII, fig. 16, *h*). En suivant la série des coupes d'arrière en avant (Pl. XVII, fig. 14-16 et Pl. XVIII, fig. 17 et 18, 2), l'on voit la poche entodermale naître sous forme d'anfractuosités poussant symétriquement au bord dorsal des parties latérales (fig. 14) au-dessus des poches de la 3me paire de fentes, puis s'étaler de plus en plus en largeur, tout en s'incurvant vers le côté ventral (fig. 16) et se souder à l'ectoderme dessous l'arc hyoïdien. Puis elles s'élargissent en forme de poches (fig. 17 et 18) et s'arrêtent brusquement. La reconstruction (Pl. XX, fig. 49, 2) ne

[1] Dans une note publiée dans les Comptes rendus de l'Académie des sciences du 31 décembre 1883, il y a eu erreur dans la numérotation des fentes branchiales et des arcs aortiques qui y correspondent. Cette erreur a été déjà rectifiée dans un résumé du présent article qui a paru dans la *Revue médicale de la Suisse romande*, année 1884, p. 177. Je prie le lecteur de corriger dans ce sens une partie des numéros indiqués dans l'article des Comptes rendus.

Digitized by Google

suffit pas à donner une idée suffisante de cette disposition, si l'on ne compare pas cette figure avec la reconstruction de la fig. 52 (Pl. XX), qui représente la superposition d'une série de coupes découpées et recollées et vues par le côté antérieur du tronçon. Mes coupes ne me permettent ni de nier ni d'affirmer l'existence d'un méat réellement ouvert sur une partie de la longueur de la ligne de soudure (fig. 16, 2 et coupes suivantes) ; en tout cas, la fusion du feuillet interne et du feuillet externe est complète sur un espace notable, de sorte que, si l'ouverture n'est pas béante en ce moment, elle peut l'avoir été ou l'être chez d'autres individus de même âge. Il serait fort possible qu'il y ait eu à cet égard des différences individuelles et, en tout cas, du moment que l'ectoderme et l'entoderme se confondent sur un certain espace, on peut dire que la fente existe à l'état virtuel, et il importe peu qu'elle se réalise ou ne se réalise pas chez tel ou tel embryon. Cette fente, on le sait, correspond à la première fente branchiale des poissons.

La troisième fente de la série ou, autrement dit, la seconde des véritables fentes branchiales se trouve comprise entre les arcs III et IV, c'est-à-dire entre le premier et le second des véritables arcs branchiaux ; elle est également aplatie et s'étend aussi vers la face ventrale. Nous la voyons commencer sur la coupe N° 55 (Pl. XVII, fig. 11, *3*) sous forme d'extroflexions de la partie dorso-latérale du pharynx ; puis de coupe en coupe (fig. 11, 12, 13), nous la voyons se rapprocher de la face ventrale où elle vient se souder à l'ectoderme en un endroit (fig. 13, *3*) qui recouvre le premier arc branchial (Pl. XVII, fig. 13, *b'*). Plus loin en avant, la poche s'élargit encore un peu (Pl. XVII, fig. 14 et 15, *3*) puis s'arrête subitement. C'est presque la même succession de contours que pour la fente précédente (voy. encore Pl. XX, fig. 49,

Digitized by Google

3). La fente est cachée sur une vue de profil par le 1er arc branchial, mais elle laisserait voir son ouverture à celui qui examinerait l'embryon obliquement de bas en haut. La soudure de la poche entodermale avec l'ectoderme est intime et règne sur une certaine longueur. L'orifice incontestable qui se voit sur deux coupes successives (les Nos 58 et 59 de la série) ne saurait être attribué à une déchirure.

La quatrième fente ou fente branchiale N° 3, par contre, ne mérite pas ce nom, chez l'embryon humain, car la poche entodermale et le sillon superficiel, quoique placés vis-à-vis l'un de l'autre, ne se rejoignent pas et sont séparés sur toute leur longueur par une certaine épaisseur de tissu mésodermal (Pl. XVII, fig. 9-12, *4*). Cette poche diffère encore des précédentes en ce qu'au lieu de se rapprocher progressivement, de coupe en coupe, de la face ventrale, les coupes successives la rencontrent au contraire toujours au même niveau et dans les mêmes rapports vis-à-vis du pharynx. Elle est en outre très profonde, descend fort bas sur les côtés de la trachée artère, et donnera naissance, d'après Born, aux deux moitiés de la glande thymus. Mes coupes d'embryons plus avancées s'accordent sur ce point avec celles que cet anatomiste a figurées pour l'embryon de mouton.

Les quatre poches entodermales ont une forme recourbée plus difficile à décrire qu'à saisir lorsqu'on voit une reconstruction plastique de cette région. Que l'on se représente un sillon longitudinal, formant les bords latéraux de la cavité buccale déprimée et, de ce sillon que l'on fasse partir du côté ventral quatre poches aplaties, dont le bord interne commence au fond du sillon par une fente longitudinale, puis se contourne en hélice, de telle façon que le grand diamètre du fond de la poche soit placé transversalement, c'est-à-dire à angle droit de

Digitized by Google

celui de l'entrée. On dirait quatre palettes d'hélice, placées parallèlement l'une à la suite de l'autre. Il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures et la description de His pour voir que sur ses coupes épaisses et ses reconstructions trop schématiques, il ne s'est nullement rendu compte de cette disposition particulière, qui ne manque pourtant pas d'importance, car celui qui ne l'a pas saisie ne saurait comprendre exactement la manière dont la trompe d'Eustache et le thymus prennent naissance, l'un aux dépens de la première fente, l'autre aux dépens de la quatrième.

La CAVITÉ BUCCALE, très vaste au niveau de l'arc maxillaire (Pl. XVIII, fig. 23) se rétrécit tout à coup entre les deux arcs hyoïdiens (fig. 21), mais laisse subsister au côté ventral le profond sillon qui aboutit au point d'origine de la glande thyroïde (fig. 20, *tr*). En arrière de ce point, une saillie médiane succède aussitôt au sillon (fig. 19), saillie que l'on retrouve au milieu du bourrelet qu'entoure la 2me fente branchiale (fig. 18 et 17). C'est évidemment l'origine de la partie antérieure de la langue. Mais déjà au niveau de la 3me fente branchiale (Pl. XVII, fig. 15), cette légère arête médiane fait place à un sillon qui s'approfondit rapidement d'avant en arrière (fig. 14-12) et vient s'interposer entre les poches branchiales de la 4me paire (Pl. XVII, fig. 12).

Un peu plus loin (fig. 11) ce sillon devient moins profond et une petite saillie, qui ne règne que sur 2 ou 3 coupes, vient le subdiviser en deux gouttières parallèles. Puis le sillon redevient simple (fig. 10) et s'approfondit de nouveau (fig. 9) pour se prolonger dans la trachée artère (fig. 8, *tr*). Par la suite, ce sillon s'effacera en grande partie, sans doute par le rapprochement et la soudure de ses bords opposés, et la base de la langue occupera la place où il se trouvait. Son extrémité posté-

Digitized by Google

rieure appartient probablement au pharynx, mais l'on peut se demander quelle est la signification de la petite saillie médiane qui le subdivise à la hauteur de la 4me poche branchiale. Chez ses embryons de 7 à 8mm de longueur, His trouve déjà en cet endroit une épiglotte bien reconnaissable. Il serait donc fort possible que nous ayons affaire au rudiment de cet organe. Mais, d'un autre côté, le sillon bifurqué (Pl. XVII, fig. 11) prend un air de ressemblance frappante avec une paire de poches branchiales très réduites. Il n'y aurait rien d'impossible à ce que nous nous trouvions réellement en présence du dernier reste d'une 5me paire de poches et que l'épiglotte prit son origine dans la petite crête qui sépare ces poches l'une de l'autre.

La TRACHÉE est courte et se bifurque bientôt en deux petites vésicules dirigées dorsalement, sur les côtés de l'œsophage (Pl. XX, fig. 49 et Pl. XVII, fig. 8 et 7, *po*) ; c'est l'origine des bronches et des poumons. Ces vésicules pulmonaires, à leur origine, font si bien suite à la série des poches branchiales que je ne puis m'empêcher de me demander si l'on ne doit pas considérer les poumons comme résultant de la transformation d'une dernière paire de poches branchiales dont la fente s'est oblitérée depuis longtemps dans la phylogénie des Vertébrés. Chez l'homme, la 4me et la 3me paire de poches subissent une transformation en une glande thymus, ainsi que BORN surtout (24) l'a clairement démontré. L'homologie sériale des poumons avec les fentes branchiales m'a frappé surtout chez les embryons de reptiles.

Un tissu mésodermal continu et compacte remplit tout l'espace entre le pharynx et ses poches et l'ectoderme, formant la masse des arcs branchiaux. En haut, ce tissu se continue avec celui de la tête, en bas, avec celui dans lequel l'aorte ascendante et ses branches sont logées,

Digitized by Google

formant en même temps le toit de la cavité du péricarde et se prolongeant dans les parois latérales de l'espace dans lequel le cœur se trouve placé (Pl. XVII, fig. 10-16). Au côté dorsal du cœur, le tissu mésodermal forme une enveloppe épaisse autour de l'œsophage, des poumons et de l'estomac, répétant la forme extérieure de ces organes (Pl. XVII, fig. 5-8) et se reliant aux tissus qui entourent la chorde dorsale.

L'ŒSOPHAGE fait suite au pharynx. Un peu au-dessous du niveau des poumons, il présente un élargissement fusiforme (Pl. XVII, fig. 6 et 7 et Pl. XX, fig. 49, *st*), très légèrement dévié vers la gauche ; c'est l'origine de l'estomac. Puis le canal se resserre jusqu'à l'endroit où il donne naissance à deux branches qui en partent à angle droit.

L'une de ces branches se dirige vers le côté dorsal et se termine aussitôt en cul-de-sac (Pl. XVII, fig. 9, 10, 11, *pa* et Pl. XX, fig. 49, *pa*). Ce ne peut être que l'origine du pancréas. J'ai retrouvé ce même cœcum, déjà beaucoup plus allongé, chez mon embryon de 7^{mm},6. Il est bien singulier que His ne l'ait pas vu chez ses exemplaires de l'âge de ce dernier. L'épaisseur considérable de ses coupes est cause sans doute qu'un organe aussi visible lui ait échappé,

L'autre branche est un canal de même calibre que l'intestin lui-même (Pl. XVII, fig. 13-16, *ch* et Pl. XVIII, fig. 17, *ch*) ; il se dirige tout droit vers la face ventrale (Pl. XX, fig. 49, *ch*) et va aboutir au foie (Pl. XVIII, fig, 17, *ch* et *f*, et Pl. XX, fig. 49, *ch* et *f*) dont les trabécules glandulaires sont en continuité avec la paroi du canal. Ces trabécules se ramifient dans toutes les directions avec de nombreuses anastomoses qui en font un réseau à mailles serrées et parcouru par des capillaires sanguins (Pl. XVII, fig, 11-16, *f*). Par places, ces

Digitized by Google

capillaires s'élargissent en de vastes sinus veineux (Pl. XVII, fig. 12, *shd* et fig 15, *shs*) dont la position sera décrite en même temps que le système circulatoire.

Le foie est placé assez exactement au niveau du membre antérieur. Vu de profil (Pl. XX, fig. 50, *f*), il présente un contour presque triangulaire; de face, il paraît à peu près carré (Pl. XVII, fig. 11-15, *f*). Son bord ventral s'amincit et s'étale en largeur (Pl. XVIII, fig. 17-19, *f*), tandis que sa partie dorsale gagne en hauteur et se divise en deux lobes (Pl. XVII, fig. 7-9, *f*), placés l'un à droite, l'autre à gauche de l'intestin qui apparaît entre les deux, accompagné par la lame viscérale du mésoderme (fig. 8 et 9, *i*). Le foie embrasse donc le bas de l'estomac, le duodénum avec le canal cholédoque et le rudiment du pancréas, comme une selle embrasse le dos d'un cheval. Son volume, déjà considérable, est encore notablement inférieur à celui du cœur.

Une mince couche de tissu mésodermal appartenant à la lame viscérale occupe partout la surface de l'organe et forme le revêtement qui sépare le tissu glandulaire de la cavité du célome. Les côtés et la partie dorsale du foie sont libres, c'est-à-dire que la cavité du célome s'interpose entre le revêtement de la glande et la paroi du corps, formée surtout par la lame viscérale du mésoderme (Pl. XVII, fig. 8-14). La face supérieure, celle qui regarde le cœur, est séparée de ce dernier par une lame mésodermale assez épaisse qui sert en même temps de cloison à l'espace péricardiaque. C'est le diaphragme primitif. Sur les côtés et à son bord ventral, ce diaphragme se continue dans les parois latérales du corps (Pl. XVII, fig. 12-16 et Pl. XVIII, fig. 17-22). Du côté dorsal, il se relie avec l'enveloppe mésodermale du poumon et de l'œsophage (Pl. XVII, fig. 5-9), mais il laisse un espace libre, sur les côtés des poumons, par lequel la cavité pleuropéricar-

Digitized by Google

diaque communique avec la cavité péritonéale (fig. 5-8). Le diaphragme s'insère donc sans interruption sur les parties ventrale et latérales de la paroi du corps, mais il laisse subsister dorsalement deux ouvertures, séparées par son insertion sur la surface des poumons. Sous ce rapport, notre embryon présente déjà la disposition que His (23, p. 88) a fort bien décrite pour ses embryons de 7 à 8 millim. Il est un point cependant que l'auteur cité ne mentionne ni chez ces embryons ni chez ceux de 4^{mm} ou au-dessous; c'est un bourrelet qui double intérieurement la paroi abdominale, et contient les veines ombilicales (Pl. XVIII, fig. 17-21, *vu*). Distinct du foie sur les coupes n°s 69 à 74 (fig. 17-19), ce bourrelet se soude du côté ventral avec la paroi du corps et avec le bord du foie (fig. 20 et 21).

Le diaphragme se relie dorsalement à l'épaisse lame viscérale du mésoderme qui englobe les poumons et l'estomac. C'est depuis l'estomac seulement que la distance entre le tube digestif et la paroi dorsale devient suffisante pour que cette lame viscérale constitue un vrai mésentère. A droite de l'estomac, le mésentère forme un repli profond et assez prolongé (Pl. XVII, fig. 5-8) que His a du reste décrit chez ses embryons de 7 mm.

L'intestin grêle, le canal cholédoque et le pancréas sont noyés dans une cloison mésentérique qui s'étend de l'aorte jusqu'au foie (Pl. XVII, fig. 9-16); elle s'interrompt un peu plus loin (Pl. XVIII, fig. 17-22) à sa partie supérieure, puis enveloppe le reste de l'intestin (Pl. XIX, fig. 36-42), le cloaque, et s'étend encore autour du canal vitellaire et des vaisseaux vitellins (Pl. XVIII, fig. 25-30).

L'intestin grêle (Pl. XX, fig. 49, Pl. XVII, fig. 14-16, Pl. XVIII, fig. 17-26, *ig*), très petit de calibre, décrit une courbe en arc de cercle à concavité ventrale, pour venir aboutir au niveau du cordon ombilical, à un angle, du

Digitized by Google

sommet duquel part le conduit vitello-intestinal (Pl. XVIII, fig. 26-28, Pl. XX, fig. 49, *iv*). Chez l'embryon intact, ce conduit allait aboutir à une vésicule vitelline volumineuse. L'intestin iliaque décrit ensuite une nouvelle courbe à concavité ventrale et va, en s'élargissant graduellement, aboutir à un cloaque triangulaire (Pl. XIX, fig. 37-45, Pl. XX, fig. 49, *cl*).

L'un des angles de ce triangle répond au point d'insertion [1] de l'intestin ; le second, situé au côté ventral du premier, donne naissance au canal allantoïdien, c'est-à-dire à l'ouraque (Pl. XIX, fig. 42-41 et Pl. XX, fig. 49, *ou*) qui se rend, par une courbe très accentuée, dans le cordon ombilical (Pl. XIX, fig, 40-36, *ou*). Le troisième angle enfin est très allongé et se trouve à l'extrémité de la queue (Pl. XIX, fig. 40-36, *cl*). Ici la lumière du canal intestinal se réduit et disparaît, et sa paroi va se confondre avec celle du tube médullaire (Pl. XX, fig 32 et 50, *cl* et *msp*). L'existence d'une communication entre ces deux tubes a été démontrée chez les embryons des vertébrés inférieurs; elle porte le nom de canal neurentérique. Il n'y a rien d'impossible à ce qu'il ait existé chez l'embryon humain, à une période antérieure à celle que nous étudions, mais il se peut aussi qu'il n'y ait jamais, en cet endroit, de communication directe chez l'homme. Cette question ne pourrait être résolue que sur des embryons notablement plus jeunes et divisés en coupes très minces. Elle n'a du reste, de même que celle de l'ouverture des fentes branchiales, qu'un mince intérêt théorique, car du moment où les tubes digestif et médullaire se soudent, et j'ai suffisamment constaté cette soudure, le point de fusion devient évidemment l'homologue d'un canal neuren-

[1] C'est par erreur que les comptes rendus m'ont fait dire : intersection.

Digitized by Google

térique, et il importe peu que ce canal soit ou non réellement béant à un certain moment du développement humain. Bien que la place de l'anus ne soit pas encore marquée, il est bien permis d'affirmer l'existence chez l'homme d'un intestin caudal, si petit soit-il.

ORGANES EXCRÉTEURS.

Les canaux de Wolf ou canaux excréteurs du rein primitif règnent sur le côté externe de cet organe (Pl. XIX, fig. 47-38, *cw*) et il est facile de les suivre de coupe en coupe, jusque près de son extrémité supérieure (Pl. XVIII, diverses fig. *cw* et Pl. XVII). Au delà de l'extrémité inférieure de la glande rénale, ce canal décrit un arc, parallèle au contour de la partie postérieure du corps (Pl. XX, fig. 49 et Pl. XIX, fig. 47-44, *cw*) et vient se jeter dans les parties latérales du cloaque (Pl. XIX, fig. 43, *cw*). La situation exacte du point d'insertion de ces canaux sur le cloaque ne manque pas d'importance ; c'est le même qui appartiendra plus tard aux urétères. Or si la soudure avait lieu, comme tous les auteurs l'affirment, au bord dorsal du cloaque, l'on ne pourrait comprendre pourquoi ni comment les urétères débouchent plus tard dans la vessie plutôt que dans le rectum, puisque la vessie et le rectum résultent de la séparation longitudinale du cloaque. C'est pourquoi Kölliker (14) cherche à expliquer cette contradiction en admettant un déplacement graduel de l'embouchure de ces canaux. D'après ce que nous venons de voir, cette hypothèse, si peu plausible a priori, devient inutile puisque, le point d'insertion des canaux est bien à l'endroit où il restera plus tard.

Les reins primitifs se composent d'une rangée de canalicules (Pl. XVII, XVIII et XIX, *cw*) qui débouchent, chacun pour son compte, à peu près à angle droit dans le

Digitized by Google

canal excréteur. Chaque canalicule, si nous suivons sa marche à partir de son embouchure sur le canal de Wolf, commence par se diriger droit en dedans, vers la ligne médiane. Puis il se recourbe vers la face ventrale en un crochet qui est un peu tordu en spirale et se termine, au milieu de la partie la plus saillante du bourrelet, en un petit sac, origine d'un glomérule. Le glomérule et le canalicule ne se trouvent donc pas dans un même plan, et il est rare de les trouver tous deux sur une même coupe. Le glomérule comprend une vésicule dont une partie de la paroi est invaginée dans l'autre moitié en forme de cuillère. Sa cavité interne est occupée par un petit espace sanguin résultant de l'élargissement d'un vaisseau capillaire. Il ne saurait être encore question de véritables anses vasculaires. J'ai compté en moyenne deux canalicules pour chaque somite, mais il ne semble pas que la correspondance soit bien exacte. Les canalicules et le canal sont noyés dans un bourrelet mésodermal qui règne au côté dorsal de part et d'autre du point d'insertion du mésentère.

SYSTÈME SANGUIN.

Le système circulatoire comprend des vaiseaux sanguins à parois minces. La structure caractéristique des parois des artères et des veines ne se montre encore nulle part; tous ces vaisseaux ne sont limités que par une couche épithéliale plus ou moins définie et ne diffèrent des capillaires que par le calibre.

Le sang est mis en mouvement par un cœur très volumineux, beaucoup plus considérable, toute proportion gardée, qu'il ne le sera plus tard, mais ne comprenant encore qu'une seule oreillette et un seul ventricule. L'oreillette est large et basse (Pl. XVII, fig. 12-16 et Pl. XVIII,

Digitized by Google

fig. 17-24, *o*), rétrécie au milieu (fig. 14-17) et s'élargissant vers les côtés, surtout le côté droit (fig. 16-20). Les parties latérales, plus ou moins amincies à leur extrémité, correspondent aux auricules. Celle de gauche se rapproche du côté dorsal (Pl. XVII, fig. 10 et 11) celle de droite, du côté ventral (Pl. XVIII, fig. 20-24) en sorte que l'oreillette dans son ensemble est dirigée obliquement de la gauche en arrière vers la droite en avant. Cette loge a du reste la forme d'un sablier, sa partie moyenne étant fortement rétrécie entre le bulbe aortique qui est posé dessus et l'étrangle (Pl. XVII, fig. 16, *ba*) et l'orifice atrio-ventriculaire (Pl. XVIII, fig. 17 et 18, *oav*). Les veines débouchent toutes dans la moitié droite de l'oreillette. La moitié de gauche ne joue que le rôle d'un réservoir. La paroi de l'oreillette est d'épaisseur assez uniforme et mesure $0^{mm},07$ en moyenne.

L'orifice atrio-ventriculaire, encore unique, est placé très exactement sur la ligne médiane, au-dessous du bulbe aortique. Son ouverture est rétrécie par deux lèvres épaisses, l'une dorsale, l'autre ventrale, en forme de coussinets à base large et haute (Pl. XVIII, fig. 17-20, *oav*) ; elles ne sont donc pas mobiles à la manière des valvules, mais ressemblent plutôt à des verrues. Pendant la contraction, elles ne peuvent empêcher d'une manière complète le reflux du sang dans l'oreillette et, pendant la diastole, elles doivent gêner l'arrivée du sang dans le ventricule. C'est une organisation primitive et imparfaite. Ces saillies sont du reste formées d'un tissu conjonctif très mou, très pauvre en éléments cellulaires, apparemment de consistance gélatineuse et recouvert par l'endothélium.

Le ventricule forme toute la partie ventrale et inférieure du cœur. Il est encore indivis et recourbé sur lui-même comme un anneau fendu et un peu tordu. Commençant à l'orifice atrio-ventriculaire, il se dirige d'abord sur le

Digitized by Google

côté gauche de haut en bas, puis horizontalement de gauche à droite et enfin sur le côté droit de bas en haut pour revenir se continuer sur la ligne médiane par le bulbe aortique qui recouvre l'orifice veineux (Pl. XX, fig. 50 et 51, *v*). Les traces d'un étranglement longitudinal de ce ventricule, point de départ de la cloison interventriculaire, sont déjà apparentes sur les coupes, surtout celles qui atteignent l'organe par son bord dorsal (Pl. XVIII, fig. 20-22, *v*) ou par son bord ventral (fig. 27-30, *v*). La paroi ventriculaire a déjà une grande épaisseur, se compose de cellules à deux ou plusieurs prolongements qui commencent à se réunir bien que la striation soit encore absente, et présente déjà une texture spongieuse, avec une quantité de petites poches et de canaux qui communiquent avec la cavité sanguine de l'organe.

Le bulbe aortique fait directement suite au ventricule ; il se dirige d'abord vers la droite, puis, décrivant une courbe, traverse le plan médian et revient à gauche décrire une nouvelle courbe qui aboutit enfin à l'aorte située sur le plan médian. En somme, le bulbe et l'aorte ont donc la forme d'un S. Les parois du bulbe ont une texture qui rappelle celle des valvules atrio-ventriculaires, quoique plus denses et plus riches en éléments cellulaires, surtout vers la surface. Elles ont $0^{mm},1$ d'épaisseur en moyenne (Pl. XVIII, fig. 24-17, *ba*). Les valvules aortiques font encore défaut, à moins que l'on doive considérer l'épaississement local que présente la paroi du bulbe sur la coupe n° 76 (fig. 20) comme le rudiment de cet appareil.

Si l'on considère les mêmes parties sur une vue de profil (Pl. XX, fig. 50 et 51), on verra que l'aorte (*aa*) se dirige obliquement de haut en bas et de la face ventrale vers la face dorsale. Elle forme, avec l'axe de la tête, un angle aigu et vient aboutir en face du 3me arc pharyngien. Ici elle se bifurque brusquement en deux branches,

Digitized by Google

l'une de droite, l'autre de gauche (Pl. XVII, fig. 14 et 15, *aa*), dont chacune se subdivise presque aussitôt en plusieurs branches (Pl. XVII, fig. 16 et fig. 13, 12, 11, *a3* et *a4*, Pl. XX, fig. 50 et 51, *3*, *4*). L'une de ces branches parcourt le 3me arc pharyngien ou 1er arc branchial. L'arc maxillaire et l'arc hyoïdien ne contiennent plus que de petites artères, presque capillaires, qui les traversent, il est vrai, dans le sens de leur longueur (Pl. XX, fig. 51). Elles partent de quelques petits vaisseaux artériels qui entourent la glande thyroïde (Pl. XVIII, fig. 17, *tr*) et se perdent bientôt dans des capillaires. Les deux arcs aortiques qui existent en ce moment doivent porter les nos 3 et 4, puisque nous devons supposer l'existence antérieure d'un arc aortique dans chacun des deux premiers arcs pharyngiens (Pl. XX, fig. 50 et 51, *3* et *4*, Pl. XVII, fig. 10-14, *a 3* et *a 4*).

Au côté dorsal et inférieur de l'arc aortique no 4, l'on devrait s'attendre à en trouver un cinquième. J'ai vainement cherché ces voies artérielles qui n'auraient pourtant pas pu m'échapper si elles avaient existé. Au lieu d'un arc, je n'ai trouvé qu'un très court tronçon artériel, partant de chacune des deux aortes ascendantes (fig. 50 entre *aa* et *4*), mais se prolongeant seulement dans des vaisseaux capillaires. Cette absence est d'autant plus frappante que His a trouvé des systèmes aortiques plus complets chez ceux de ses embryons entre lesquels le mien vient se placer, pour l'âge comme pour la taille. Son embryon de 4mm présente trois arcs aortiques complets qui portent les nos 2, 3 et 4. Le 5me existe en partie, mais ne va pas déboucher dans l'aorte descendante. Les arcs 3 et 4 de cet embryon correspondent exactement à ceux qui portent les mêmes numéros chez le mien. L'arc no 2 aurait donc déjà disparu chez l'embryon de 5mm,6, tandis que le 5me, qui se voit chez des sujets de 7mm n'est

Digitized by Google

pas encore ouvert, et commence à peine à s'étendre de l'aorte vers la région dorsale. L'on a supposé l'existence d'une phase où l'embryon humain aurait 4 arcs aortiques ouverts simultanément, et cette phase était censée correspondre précisément à l'âge que j'ai étudié. Or, bien loin d'avoir 4 arcs, notre stade n'en présente que deux. Il faut laisser à l'avenir le soin de résoudre la question de savoir s'il n'y a pas sous ce rapport des différences individuelles entre les embryons et dans quelles limites se meuvent ces variations. Du point où le 3me arc aortique se recourbe pour former le sommet de l'aorte descendante, part en avant la carotide interne (Pl. XX, fig. 50 et 51, *ci*), que l'on peut suivre, près du contour ventral de la moelle allongée, jusqu'au delà de l'otocyste. Au-dessous du point de jonction du 4me arc avec l'aorte descendante, cette dernière fournit un rameau dorsal.

Les aortes descendantes (Pl. XX, fig. 50 et 51, et Pl. XVII, fig. 8-4, *ad*), reçoivent donc le sang qui leur vient par le 3me et le 4me arc aortique et quelques capillaires parallèles à ces vaisseaux ; elles descendent ensuite sur les côtés et en arrière de l'œsophage, jusqu'au niveau du membre antérieur, où elles se rejoignent (Pl. XVII. fig. 4 et 5, *ad*). L'aorte reste unique, depuis ce point jusqu'au delà du membre postérieur ; mais même dans cette partie de son parcours, elle présente presque tout du long une section ovale (Pl. XVII-XIX, fig. 5-44, *ad*) qui indique la soudure récente des deux moitiés constituantes. Puis l'aorte se bifurque à nouveau (Pl. XIX, fig. 48-46, *ad*) et se continue dans les deux artères ombilicales (Pl. XX, fig. 50 et 51, Pl. XIX, fig. 46 et 47, *avi*). Ces dernières décrivent une double courbe en forme de S, pour se prolonger ensuite dans les parois latérales du cordon ombilical (Pl. XIX, fig. 36-47, *au*, Pl. XX, fig. 32-35, où ces artères ont été désignées par erreur par la lettre bleue : *vu*).

Digitized by Google

Vis-à-vis du canal vitello-intestinal, l'aorte donne naissance à une artère comprimée latéralement, l'artère vitello-intestinale ou omphalique (Pl. XX, fig. 50 et 51 et Pl. XVII et XVIII, fig. 14-25, *avi*) qui se dirige d'abord vers la face ventrale, puis fait un angle brusque et va contourner, en arc de cercle, l'intestin par son côté droit, (fig. 26 et 27), pour rentrer ensuite dans sa direction première et accompagner le canal vitello-instestinal à son bord inférieur.

Le système veineux comprend deux grandes veines ombilicales, une veine omphalo-mésentérique ou vitello-intestinale, les veines cardinales, jugulaires, les conduits de Cuvier et un tronçon de la veine cave inférieure.

Les veines ombilicales (Pl. XX, fig. 50 et 51, et Pl. XIX et XVIII, fig. 39-17, *vu*) descendent le long des parois latérales du cordon ombilical et entrent dans les parois des côtés du corps, symétriquement à droite et à gauche. Elles décrivent un arc de petit rayon, à convexité postérieure, et remontent parallèlement à l'axe du corps. Leur calibre, d'abord assez petit, croît rapidement après l'adjonction de plusieurs petites veines qui lui viennent des régions ventrale et dorsale de la paroi du corps (Pl. XX, fig. 50 et 51 et fig. 33 à 35, Pl. XVIII, fig. 30-20) Arrivée au niveau du canal vitello-intestinal, chaque veine se détourne presque à angle droit, prend la direction ventrale, puis décrit une nouvelle courbe en forme de demi-cercle, à concavité dorsale, pour venir aboutir dans les parties latérales du bord ventral du foie. Ces veines sont logées dans un épaississement, en forme de bourrelet, de la paroi du corps, bourrelet qui vient de part et d'autre se souder avec la glande hépatique.

Dans l'intérieur du foie, chaque veine se change en un sinus irrégulier et sans parois propres. Le sinus de gauche commence près du bord ventral du foie, à l'endroit où la

Digitized by Google

veine ombilicale de gauche vient s'y jeter (Pl. XVIII, fig. 20 et 21); puis il se porte directement vers le côté dorsal en prenant un diamètre plus fort (Pl. XVIII, fig. 18 et 17. Pl. XVII, fig. 16-14, au côté gauche du foie). Il vient passer à gauche du canal cholédoque (fig. 14, *ch*). De là il se détourne subitement vers la droite, contourne le canal cholédoque par son côté antérieur (Pl. XVII, fig. 13-11) et entre en communication avec le sinus du côté droit (fig. 12). Il reçoit aussi en cet endroit la veine vitello-intestinale de droite (fig 14-12 *vvid*) et celle de gauche (fig. 14-11, *vvis*). Le sinus de droite, beaucoup moins volumineux que celui du côté opposé (Pl. XVIII, fig. 20-17 et Pl. XVII, fig. 16 et 15) commence aussi à la veine ombilicale du même côté, mais ne tarde pas à se diviser en capillaires (fig. 14) sans entrer en communication directe avec le sinus de gauche. Entre ce dernier et la veine hépatique, la communication n'est établie que par quelques sinus de petit calibre et par des capillaires (Pl. XVII, fig. 11-9). J'ai cherché du reste à représenter cette disposition sur les reconstructions (Pl. XX, fig. 50 et 51, *vu* et *shd*). Il en résulte que tout le sang qui revient de la moitié inférieure du corps doit traverser le tissu hépatique pour se rendre au cœur.

Le sang sortant du foie commence par se réunir dans deux sinus situés au bord supérieur et dorsal du foie, l'un à droite, c'est le plus grand, l'autre, très petit, à gauche (Pl. XVII, fig. 10-8). Celui de droite communique directement par la veine hépatique avec l'oreillette, celui de gauche se jette d'abord dans le conduit de Cuvier de gauche (Pl, XVII, fig. 9-14, *dcs*) et vient ainsi, par un chemin plus détourné, déverser également son contenu dans l'oreillette (Pl. XX, fig. 50 et 51, *dc* et *dcs*).

La veine vitello-intestinale (Pl. XX, fig. 50 et 51, *vvi*)

Digitized by Google

accompagne le canal de même nom à son bord supérieur, puis elle tourne en spirale autour du côté gauche de l'intestin grêle, passe derrière son bord dorsal et finit par se jeter à droite dans un des sinus sanguins du foie. Une autre veine, plus petite et beaucoup plus courte, mais symétrique avec la précédente, vient s'unir à elle, en remontant le côté droit de l'intestin (fig. 50 et 51). Il est probable que cette veine est le dernier reste de la veine vitello-intestinale de droite qui se réduit au profit de celle de gauche ; c'est donc un dernier reste de la disposition primitivement symétrique des veines omphalo-mésentériques.

Le conduit de Cuvier du côté droit se dirige latéralement vers la région dorsale (Pl. XVII, fig. 8 et 9, *dcd* et Pl. XX, fig. 51) et reçoit d'abord la veine jugulaire primitive (Pl. XVII, fig. 6 et 7 et Pl. XX, fig. 51, *vj*) ; il répond donc à ce qui sera plus tard la veine cave supérieure. Il se prolonge encore un peu plus loin, pour recevoir les veines cardinales antérieure et postérieure (Pl. XX, fig. 51 et Pl. XVII, fig. 5, *vca* et *vcp*) dont l'une s'étend en avant sur la longueur de deux somites pour se perdre aussitôt dans les capillaires, l'autre accompagne en bas le rein primitif sur toute sa longueur.

La veine jugulaire (Pl. XX, fig. 50 et 51, et Pl. XVII, fig. 7-12, *vj*) croise l'aorte descendante par son côté externe et fournit un rameau à la région occipitale, un autre qui contourne l'otocyste par son côté externe. Tous deux se perdent presque aussitôt dans des vaisseaux trop petits, pour qu'il soit possible de les suivre. Il est probable toutefois que les petits vaisseaux, très nombreux, qui accompagnent les parties ventrale et latérales du cerveau et de la moelle allongée (Pl. XVII et XVIII, fig. 5-30) déversent leur contenu dans ces veines jugulaires.

Digitized by Google

Le conduit de Cuvier de gauche est beaucoup plus allongé que celui de droite. Il passe horizontalement sous l'oreillette (Pl. XVII, fig. 12-16, *dcs*) et va, du côté gauche, se réunir au petit sinus dorsal hépatique de ce côté (Pl. XX, fig. 50, *dc*). Près de ce point de jonction, le conduit de Cuvier de gauche reçoit une autre veine arrivant de la région dorso-latérale de l'embryon et que je n'ai pas réussi à suivre. Cette portion du système veineux de mon embryon est exsangue et il est presque impossible de suivre les veines, dont les parois opposées viennent s'appliquer l'une contre l'autre. Il me paraît très probable que cette veine se prolonge pour recevoir la veine jugulaire de gauche (Pl. XX, fig. 50, *vj*) qui est assez visible, et les veines cardinales antérieure et postérieure dont je n'ai pu retrouver que la seconde. J'ai préféré laisser en blanc les parties de ce système, où l'injection naturelle était trop insuffisante pour permettre une reconstruction qui fût digne de foi.

Tout le sang veineux se déverse donc dans l'oreillette de droite par la grosse veine hépatique, qui représente en même temps un tronçon de la veine cave inférieure, et par les conduits de Cuvier de gauche et de droite (Pl. XX, fig. 51, *c*, *dcs* et *dcd*) ; celui de gauche vient déboucher au bord dorsal de la veine hépatique, celui de droite, au bord ventral de la même veine.

A l'exception des petites veines cardinales postérieures qui ne desservent que les reins primitifs, tout le sang qui revient de la moitié inférieure du corps doit donc traverser le tissu hépatique pour se rendre au cœur, tandis que celui qui revient des parties latérales et antérieures de l'embryon se déverse directement dans l'oreillette, sans passer par le foie.

Si nous comparons ce système veineux à celui que His (23) a décrit chez ses embryons de 4 et de 7^{mm}, nous

Digitized by Google

sommes frappés par plusieurs différences importantes. Chez le plus jeune des deux, les veines ombilicales ne formeraient pas les sinuosités caractéristiques que j'ai décrites et se rendraient directement au cœur, en suivant leur chemin dans l'épaisseur de la paroi du corps et contournant les côtés du foie au lieu de le traverser [1].

Les veines vitello-intestinales, ou omphaliques, au nombre de deux, viendraient se jeter symétriquement dans un sinus circulaire de petit calibre qui entourerait le pylore. Notre embryon ne présente rien de semblable. Il n'a pas de cercle veineux à l'endroit où His en a trouvé un, mais présente, plus bas, une sorte de spirale vasculaire dont une moitié est formée par le gros sinus du foie. N'ayant pas à ma disposition un embryon de 4^{mm}, je n'oserais pas me prononcer d'une manière définitive sur ces différences; je ferai seulement observer que les contours et les sinuosités des veines sont si nombreux que, sur des coupes épaisses (celles de His ont $^1/_{10}$ de mm. !), une erreur peut facilement se commettre.

Chez ses embryons de 7 et de 7 $^1/_2$ ^{mm}, His représente ces veines comme se rendant au foie en ligne droite. Celle de gauche est devenue énorme, celle de droite est très réduite ; toutes deux se réunissent avant d'entrer dans le foie qu'elles traverseraient de part en part. Sur ce point, je regrette d'être arrivé à des résultats différents de ceux de mon habile devancier; chez mon embryon de 7^{mm} et 6 dixièmes, cette veine passe à la *surface* du foie et décrit des courbes que His n'a pas représentées. Il est possible que les changements dans la disposition

[1] Celle de droite, d'après la fig. 4 de la Pl. VIII de His irait même passer à gauche de l'intestin; cette disposition est si invraisemblable que je préfère croire à quelque erreur de la part du lithographe.

Digitized by Google

des veines soient plus rapides et plus nombreux qu'on ne l'a cru jusqu'à présent. Il peut y avoir aussi, à cet égard, des différences individuelles entre les embryons, des variétés qu'il serait bon de connaître ; mais il importe aussi que les reconstructions soient faites d'après des coupes assez minces pour qu'aucun détail ne puisse se soustraire à l'observation.

Le sang présente uniquement des corpuscules nucléés et ronds. J'ai vainement cherché les globules blancs du sang qui, à cette époque, se confondent absolument avec les globules rouges. Les noyaux sont très apparents et se chargent de beaucoup de couleur dans les solutions de carmin. *L'on en voit un nombre relativement assez considérable qui présentent des figures de division nucléaire ;* c'est donc par auto-division que les corpuscules du sang se multiplient à cette époque, déjà avancée, du développement humain, et ils continuent à le faire pendant encore une semaine ou deux, bien que la proportion des globules en voie de division devienne de moins en moins forte.

LE CÉLOME

La cavité du corps ou cavité pleuro-péricardo-péritonéale de notre embryon est encore unique et continue ; le liquide peut s'y mouvoir librement du bulbe aortique jusqu'au cloaque. Assez spacieuse dans l'espace qui renferme le cœur (Pl. XVII et XVIII, fig. 10-30), cette cavité se rétrécit brusquement à la hauteur du foie et des poumons, où elle ne règne qu'au bord dorsal de ces organes. Au-dessus des poumons (Pl. XVII, fig. 7-9), cette cavité forme deux petites poches qui communiquent en avant avec le péricarde et en bas avec des canaux sinueux (Pl. XVII, fig. 5-8) qui s'introduisent entre les

Digitized by Google

lobes dorsaux du foie, l'estomac et la paroi du corps, et viennent déboucher dans la vaste cavité péritonéale. Cette dernière est très spacieuse, divisée en deux par le mésentère (Pl. XVII, fig. 10-16, Pl. XVIII, fig, 17-24 *ppp*), et occupe tout l'espace entre la paroi latérale du corps, le rein primitif, le mésentère, et le foie ou le cœur. A la hauteur du cordon ombilical, la cavité péritonéale est largement ouverte (Pl. XVIII, fig. 25-30) et communique autour du canal vitello-intestinal avec la cavité de l'amnios. Au-dessous du cordon, le célome se rétrécit un peu (Pl. XX, fig. 31-35, Pl. XIX, fig. 36-47, *ppp*) et s'étend jusque sur les côtés du cloaque; il se termine sous forme de deux poches, au niveau de la naissance du membre postérieur (Pl. XIX, fig. 46 et 47, *ppp*). Nous pouvons déjà distinguer deux cavités, l'une pleuro-péricardiaque, l'autre péritonéale, qui sont presque complètement séparées l'une de l'autre par le foie et son septum et ne communiquent plus que par des canaux étroits qui contournent le bord dorsal de cet organe.

LES VERTÈBRES ET LES MUSCLES

Tandis que les parois du corps sont formées par la lame pariétale continue et homogène, le revêtement des viscères, par la lame viscérale également uniforme, que la tête ne comprend qu'un tissu mésodermal compacte, la région dorsale se montre scindée en vertèbres, myomères et ganglions rachidiens. Pour être complet, je devrais donner la reconstruction de la disposition anatomique des nerfs spinaux et crâniens de mon embryon. Malheureusement, la méthode de coloration que j'avais adoptée (carmin ammoniacal), tout en donnant d'excellents résultats pour l'histologie de divers organes, ne produit que

Digitized by Google

des images indistinctes, surtout chez un embryon si jeune, quant aux limites des ganglions et des nerfs spinaux vis-à-vis du mésoderme avoisinant. La reconstruction ne pourrait donner que des résultats douteux ; mieux vaut y renoncer. Les coupes voisines de la région cervicale, montrent cependant très bien les relations qui existent entre les ganglions spinaux, les myomères et les vertèbres.

Les myomères (Pl. XVII, fig. 3, *mm*) correspondent aux somites par la position de leurs lignes de démarcation. Ils se composent chacun d'une plaque superficielle compacte, légèrement bombée, et d'une partie profonde, lenticulaire, composée de cellules allongées dans un sens parallèle à l'axe du corps, toutes nucléées, mais ne prenant le carmin que dans les noyaux.

Les vertèbres sont formées de cellules rondes, plus serrées à la surface que vers la profondeur, sauf le centre même qui est de nouveau plus condensé (Pl. XVII, fig. 3). Elles alternent avec les myomères et leur segmentation se trouve donc en désaccord avec celle des somites. Leur double rangée est placée symétriquement à droite et à gauche de la chorde (fig. 3, *ch*). Du côté dorsal, les vertèbres s'amincissent et les ganglions rachidiens viennent s'intercaler entre elles (fig. 2 et 1, *gr*). Les ganglions ne sont pas tout à fait vis-à-vis des myomères correspondants ; ils ne se trouvent donc pas exactement en face des espaces intervertébraux.

CONCLUSION

En somme, notre embryon se place trop bien, par tout l'ensemble de son organisation, entre les embryons plus jeunes et les embryons plus âgés dont on a fait l'anatomie, pour que nous hésitions à le considérer comme

Digitized by Google

normal. Déjà son premier aspect suffisait à nous rassurer à cet égard.

Si je suis arrivé, au sujet des fentes branchiales, de la glande thyroïde, du pancréas, des urétères et de la disposition du système veineux, à des résultats différents de ceux de mes devanciers, je l'attribue en grande partie à des méthodes plus parfaites que celles dont ils ont fait usage, méthodes qui n'ont d'autre inconvénient que celui d'exiger un travail beaucoup plus long. Plusieurs mois consécutifs du travail le plus assidu suffisent à peine à mener à bonne fin une reconstruction de ce genre.

Ceux des organes qui n'offrent rien d'absolument nouveau, nous présentent cependant des formes et des proportions intermédiaires, des phases de transition intéressantes entre celles que l'on connaissait auparavant.

L'étude de l'embryogénie humaine se fait dans des conditions si défavorables, il est si difficile de faire la distinction entre l'organisation normale et les déviations pathologiques et monstrueuses, nous sommes si peu renseignés sur le degré que peut atteindre la variabilité de l'organisation embryonnaire, que l'on ne saurait trop souhaiter de voir se multiplier les descriptions anatomiques d'embryons humains. Ce n'est que sur la comparaison d'un grand nombre d'individus de chaque stade que la science pourra fonder des conclusions réellement solides.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Johannes Müller, Beschreibung eines Eies mit Allantois, *Müller's Archiv* 1834 et *Meckel's Archiv* 1830.
2. Allen Thomson, Contribution, etc., human ovum and embryo

Digitized by Google

before the third week. *Edinburgh med. and surg. journal*, 1839, LII, p. 119. Reproduit dans *Frorieps neue Notizen*, 1840.

3. Rathke, Ueber die Entwickelung der Arterien, welche bei den Säugethieren von der Aorta ausgehen. *Müller's Arch.* 1843, p. 276.
4. A. Coste, Développement des êtres organisés. Espèce humaine, 1847-1859.
5. Al. Ecker, Icones Physiologicæ, 2me édition, fol. 1851-1859.
6. Waldeyer, Anatomische Untersuchung eines menschlichen Embryo von 28-30 Tagen. *Heidenhain's Studien des Breslauer physiol. Instit.* Hft III, 1865.
7. E. Dursy, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. 1 vol. in-8° av. atlas. Tübingen, 1869.
8. F. Schmidt, Bidrag til kundskaben om Hjertets Udviklingshistorie. *Nordiskt Medicinskt Arkiv*, Bd II, n° 25, 1869. —
9. Reichert, Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht, etc. *Abhandlgn. Berliner Akad.* 1873.
10. W. Krause, *Müller's Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1875 et Ueber die Allantoïs des Menschen. *Ibidem*, 1876, p. 204.
11. V. Hensen, Beitrag zur Morphologie, etc. des menschlichen Embryo's. *Arch. f. Anat. und Entwickl.* 1877.
12. Cadiat, Du développement de la portion céphalo-thoracique de l'embryon. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* 1878, p. 630.
13. v. Bambeke, Contribution à l'histoire du développement de l'œil humain. Gand, 1879.
14. A. v. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig, 1879.
15. Roth, Der Kehldeckel, und die Stimmritze im Embryo, *Schenk's Mittheilungen.*
16. Al. Ecker, Ueber gewisse Ueberbleibsel, etc. *Arch. f. Anthropologie.* Bd. XI, p. 281 und Bd XII, p. 129.
17. L. Gerlach, Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo. *Morph. Jahrb.* Bd. 6, p. 106. 1880.
18. A. Ecker, Beiträge zur Kenntniss der äusseren Formen jüngster menschlicher Embryonen. *Arch. f. Anat. u. Entw.* 1880, p. 403.
19. W. His, Zur Kritik jüngerer menschlicher Embryonen. *Arch. f. Anat. u. Entw.* 1880, p. 407.
20. A. Ecker. Besitzt der menschliche Embryo einen Schwanz. *Arch. f. Anat. u. Entw.* 1880, p. 421.
21. W. His, Ueber den Schwanztheil des menschlichen Embryo. *Arch. f. Anat. u. Entw.* 1880, p. 431.

Digitized by Google

22. A. Ecker, Replik und Compromissätze, nebst Schlusserklärung von W. His. *Arch. f. Anat. u. Entw*, p. 441.
23. W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig, 1880-82, avec atlas.
24. G. Born, Ueber die Derivate der embryon. Schlundbögen und Schlundspalten bei Säugethieren. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd 22, p. 271 et suiv.
25. W. His, Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. *Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch.* 1881, p. 303.

Digitized by Google

Digitized by Google

MITTHEILUNGEN

ÜBER

MEDUSEN

VON

Dr C. KELLER

Mit Tafel XXI

1) Zur Biologie von Cotylorhiza tuberculata Ag.

Das Erscheinen der schönen Mittelmeerqualle *Cotylorhyza tuberculata* Ag. (*Cassiopea barbonica*, Delle Chiaje) ist bekanntlich an eine bestimmte Zeit gebunden und es ist von jeher auffallend gewesen, mit welcher Regelmässigkeit sie sich in der Nähe der Küste einzustellen pflegt.

Im Golfe von Neapel erscheint die Meduse nach den Beobachtungen von Richard Schmidtlein [1] constant um die Mitte August und zwar zunächst in wenigen kleinen Exemplaren, worauf Zahl und Grösse stetig zunehmen.

[1] Richard Schmidtlein, Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen grösserer pelagischer Thiere während der Jahre 1875—1877. *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel.* Bd. I, p. 119 und Bd. 2 (p. 162,).

Digitized by Google

Im November u. December verschwindet sie wieder und nur ganz ausnahmsweise trifft man sie noch im Januar. Bisher wurde sie nur 1877 im Januar angetroffen, es waren vermuthlich Nachzügler, welche dem ungewöhnlich zahlreichen und in ausnahmsweise grossen Exemplaren auftretenden Schwarm vom September 1876 entstammten.

Im Jahre 1879 war *Cotylorhiza* nur während der 2 Monate August—September anzutreffen.

Im Vorjahre (1883) war die Meduse um einen vollen Monat verspätet und ich erhielt in der neapolitaner zoologischen Station die ersten Exemplare erst gegen Mitte September, auch waren die Schwärme nicht besonders zahlreich.

Angesichts dieser so regelmässig verlaufenden Wanderungen eines Meerthieres drängen sich verschiedene biologische Fragen auf:

Welches sind die Ursachen dieser regelmässigen Wanderung? Wo hat sich die Meduse vorher aufgehalten?

War sie aus der hohen See in die Nähe der Küste eingewandert, lebt sie vielleicht die übrige Zeit des Jahres in den tieferen Küstengebieten oder ist sie vielleicht gar eine ächte Tiefseemeduse, welche nur temporär an die Oberfläche des Wassers emporsteigt?

Ueber diese biologischen Fragen erlaube ich meine Ansichten auszusprechen.

Deren Beantwortung ergab sich mir auf einem mehr zufälligen Wege.

Aus rein speculativen Gründen begann ich Versuchsreihen an lebenden Exemplaren von *Cassiopea borbonica* anzustellen.

Als ich vor circa 2 Jahren mich an der erythräischen Küste aufhielt, traf ich Herden von Medusen, welche sich umgekehrt auf ihre Exumbrella hinlegten und sich in dieser Lage ziemlich fest verankert hatten.

Digitized by Google

Ich habe diese Form als *Cassiopea polypoides* nov. spec. beschrieben [1].

Eine Umschau in der vorhandenen Literatur ergab, dass dieser Fall durchaus nicht vereinzelt dasteht.

Bei den nahen anatomischen Beziehungen zwischen Anthozoen und acraspeden Medusen glaubte ich möglicher Weise in diesen Thatsachen den Vorgang zu finden, wie sich die sessilen Anthozoen aus den freischwimmenden Medusen hervor gebildet haben könnten.

Ich hielt es wenigstens der Mühe werth, einen experimentellen Versuch zu wagen, ob nicht freischwimmende Medusen in einen länger andauernden sessilen Zustand übergeführt werden könnten. Als Versuchsobject schien mir *Cotylorhiza tuberculata* geeignet zu sein, denn es war a priori der Fall nicht undenkbar, dass diese Meduse das Vorjahr und den Sommer über irgendwo in sessilem Zustande verbringt, gegen den Herbst aber denselben aufgibt und schwimmend an der Oberfläche des Meeres lebt.

Sollte sich diese Vermuthung, zu welcher ich rein auf dem Wege der Speculation gelangte, in Wahrheit als Thatsache erweisen, so schien mir die Wahl der Zeit, um derartige Experimente anzustellen, durchaus nicht gleichgültig.

Medusen, welche sich schon lange Zeit auf offenem Meere herumgetrieben haben, werden schon zu sehr an die Schwimmthätigkeit angepasst sein, um leicht in das supponirte Stadium übergeführt zu werden.

Viel günstiger mussten die Exemplare sein, welche bei ihrem ersten Erscheinen an der Oberfläche abgefangen und zu Versuchen verwendet wurden.

Ich wartete daher das beginnende Auftreten der Medusenschwärme ab.

[1] C. Keller, Untersuchungen über neue Medusen des Roten Meeres. Diese Zeitschrift 1883.

Digitized by Google

Die ersten Versuche ergaben ein vollkommen *negatives* Resultat.

Ich operirte in der Weise, dass ich möglichst lebenskräftige Exemplare umkehrte, so dass die Exumbrella auf dem Boden eines weiten Gefässes lag, die Electroden eines Inductionsapparates ansetzte und nun ein Ansaugen oder Festsetzen erwartete.

Es trat dies jedoch nicht ein, sondern die Meduse bewegte sich nach wie vor schwimmend.

Dagegen führte ein anderer Weg zum Ziele. Waren die Medusen vorher in der Tiefe, so musste die Beleuchtung schwächer gewesen sein und ich verminderte daher den Lichtreiz, indem ich die Exemplare in ein weites Bassin mit mässig starker Beleuchtung setzte.

Ueber 7 Versuchsthiere habe ich genauere Aufzeichnungen geführt und darüber bei abgeschwächter Beleuchtung folgende Ergebnisse bekommen.

Nr. 1. Mittelgrosse Meduse. Am 14. September 1883 ins Bassin versetzt. Nach 15 Stunden geht sie in die Tiefe und erscheint nach 24 Stunden umgekehrt am Boden. Die nach oben gerichteten Tentakeln und die Saugmündchen stark protrahirt. Der Körper etwas aufgetrieben. Nach 5 Tagen sitzt die Meduse noch an derselben Stelle und führt schwache Schirmcontractionen aus.

Nr. 2. Grosses Exemplar. Am 16. September eingesetzt. Nach 24 Stunden noch frei schwimmend. Ein Festsetzen mit der Exumbrella erfolgt erst nach 48 Stunden. Saugmündchen stark protrahirt.

Nach 6 Tagen noch sessil. Schirmcontractionen dann und wann erfolgend.

Nr. 3. Grosses Exemplar. Am 16. September eingegesetzt. Nach 48 Stunden erscheint die Exumbrella stark umgestülpt und wird als Fuss benutzt, auf welchem die Meduse aufruht. Ein eigentliches Ansaugen erfolgt nicht. Nach wenigen Tagen erfolgt der Tod.

Digitized by Google

Nr. 4. Junges Exemplar von 4 Centimeter Durchmesser, aber bereits geschlechtsreif. Am 18. Sept. in ein Becherglas eingesetzt und die Beleuchtung abgeschwächt.

Nach 15 Stunden hat es sich auf dem Boden des Gefässes fest mit der Exumbrella angesogen, so dass das Wasser decantirt werden kann, ohne dass die Meduse ihren Platz ändert. Bleibt mehrere Tage lebenskräftig an derselben Stelle.

Nr. 5. Junges Exemplar von 6 Centimeter Durchmesser und reifen Gonaden. Am 18. September in ein Becherglas gesetzt und die Beleuchtung vermindert. Nach 12 Stunden hatte es mit der abgeflachten Exumbrella sich fest an die Glaswand angeheftet und verblieb mehrere Tage in dieser Stellung. Wurde nachher zum Zwecke der Conservirung abgetödtet.

Nr. 6. Grösseres Exemplar. Exumbrella stark beschädigt. Wurde am 20. September in ein schwach beleuchtetes Bassin eingesetzt. Sank nach 30 Stunden in normaler Stellung zu Boden, ruhte auf den Mundarmen aus. Die Contractionen des Schirmes schwach und unregelmässig. Nach 48 Stunden erfolgte der Tod und Zerfall.

Nr. 7. Mittelgrosses Exemplar. Gleichzeitig mit Nr. 6 eingesetzt. Nach 30 Stunden erfolgte Festsetzen mit der Exumbrella. Der Platz wurde wiederholt gewechselt.

Bei den übrigen Exemplaren (ich operirte mit 15 Stück) habe ich nur die Art des Festsetzens verfolgt und die lebenskräftigen Exemplare pflegten sich stets umzukehren, während beschädigte Stücke in normaler Weise zu Boden sanken und in kurzer Zeit dem Zerfall anheim fielen.

In den Bassins gingen nach und nach auch einzelne sessile Exemplare zu Grunde.

Als Ursache davon ist wohl der Mangel an Nahrung anzusehen und zweitens konnte ich nicht vermeiden, dass einzelne Krabben sich hinter die Medusen machten und deren Schirmrand und die Arme benagten.

Digitized by Google

Meine Versuche wurden später von Carl Brandt wiederholt und er berichtete mir bestätigend, dass die meisten Medusen den Schirm umkehrten und sich auf den Boden des Wasserbehälters setzten. Ein Exemplar verharrte 4 Wochen in diesem Zustande und ging dann zu Grunde, drei andere lebten noch nach 5 Wochen ihres Festsetzens.

Aus diesen Versuchen geht wohl in untrüglicher Weise hervor, dass normale und unverletzte Individuen regelmässig in einen sessilen Zustand übergehen, sobald gewisse Lebensbedingungen geboten werden.

Es ist das wohl nicht zufällig, sondern in Analogie mit *Cassiopea polypoides* des Rothen Meeres ist es wohl nicht gewagt, wenn man auch für *Cotylorhiza tuberculata* ein Lebensstadium annimmt, in welchem das Thier ruhig auf dem Boden sitzt und den Schirm als Fuss benutzt. Die potrahirten Saugmündchen werden alsdann diejenigen Nahrungspartikel auffangen, welche von der Oberfläche her auf den Boden fallen.

Ein sehr festes Ansaugen scheint nur bei ganz jungen Individuen vorzukommen, grössere Exemplare ruhen mehr auf dem Boden aus und werden im Freien gelegentlich auch ihren Standpunct mit einem anderen vertauschen. Das wird dann der Fall sein, wenn die Nahrungszufuhr eine spärliche ist.

Mit dem Gesagten stehen die histologischen Befunde der Exumbrella im Einklang. Es gelang mir bei *Cassiopea polypoides* auf der Aussenfläche des Schirmes eine reich entwickelte Muskulatur nachzuweisen. Auch bei *Cotylorhiza* enthält dieselbe Muskelelemente, welche der subepithelialen Lage angehören, aber die Schirmmuskulatur ist im Ganzen doch nur schwach ausgebildet.

Die Annahme, dass Cotylorhiza bis zum August auf hoher See und in anderen Meeresstrichen lebt, um gegen

Digitized by Google

Ende des Jahres die Küsten aufzusuchen, scheint mir entschieden ausgeschlossen. Bei anhaltenden Stürmen müsste sie auch im Frühjahr gelegentlich an den Strand verschlagen werden.

Was solche anhaltende Winde mit Rücksicht auf den Transport der Oberflächenthiere auszurichten vermögen, dafür liefert Physalia einen sprechenden Beweis, indem sie im Frühjahr 1879 und auch seither wieder in den Golf von Neapel verschlagen wurde.

Es ist daher mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass *Cotylorhiza tuberculata* einen grossen Theil ihres Lebens hindurch auf dem Grunde festsitzt.

Es fragt sich einzig und allein, ob es der Grund in dem Küstengebiete, ob es die mässige Tiefe oder ob es die grössere Tiefe ist, welche dem Thiere als Aufenthaltsort dient.

Wohl keine Localität ist mit Bezug auf die Verbreitung der marinen Thierwelt besser bekannt, als der Golf von Neapel. Abgesehen davon, dass diese klassische Stätte zoologischer Forschung seit vielen Decennien von den europäischen Zoologen besucht wurde, so überwacht nunmehr die zoologische Station daselbst alle wichtigen Erscheinungen.

Es ist aber nie vorgekommen, dass ein Beobachter vor August unsere Meduse in der Nähe des Strandes aufgefunden hätte.

An den tieferen Stellen des Golfes lebt sie auch nicht. Bei der Häufigkeit des Thieres müsste dasselbe doch wenigstens einmal mit dem Schleppnetz erfasst worden sein.

Auf meine Anfrage wurde mir entschieden verneint, dass bei den Dredgearbeiten im Golfe je ein Stück von *Cassiopea borbonica* heraufgeholt wurde.

Nun beträgt die Tiefe in der Mitte zwischen Neapel und Capri durchschnittlich 100 Faden (95—112 Faden)

Digitized by Google

Ein Blick auf die Tiefenkarte zeigt uns, dass über *Capri* hinaus das Meer rasch an Tiefe zunimmt, der Grund sinkt zunächst auf 170 Faden und sehr bald auf 460 Faden.

In der *Bocca piccola* zwischen Campanella bei Sorento und den Faraglionefelsen beträgt die Tiefe bereits 176 Faden und in der *Bocca grande* zwischen Ischia und Capri fällt der Grund auf 126 Faden und kurz darauf bis auf 328 Faden.

Auch in diesen Tiefen wurde Cotylorhiza bisher nicht gedredget.

Sie lebt vermuthlich noch weiter vom Küstengebiete weg in ziemlich beträchtlicher Tiefe.

Es ist daher in hohem Grade wahrscheinlich, dass Cotylorhiza tuberculata eine ächte Tiefseemeduse darstellt, welche nur temporär an die Oberfläche geht, die meiste Zeit aber sessil auf den Tiefengründen lebt.

Ist die Meduse bisher noch nicht mit der Dredge aufgefunden worden, so dürfte ein glücklicher Zufall zukünftig auf die geeigneten Wohnplätze führen und meine Argumentation bestätigen.

Aus welchen Ursachen wandert die Meduse an der Oberfläche?

Soweit wir die Wanderungen in der Thierwelt übersehen, ist es entweder der Nahrungserwerb, oder der Trieb zur Fortpflanzung, welcher die Wanderungen verursacht.

Offenbar erscheint Cotylorhiza zum Zwecke der Fortpflanzung an der Oberfläche. Damit stehen auch die Beobachtungen im Einklang, dass die Medusen reife Gonaden besitzen.

Soweit die Beobachtung reicht, ist die Entwicklung keine directe, sondern als Zwischenstadium besteht eine Scyphostomaform, welche im Küstengebiete lebt, aber

Digitized by Google

sich nur sehr langsam entwickelt, und auf dem Wege der Strobilation ephyraähnliche Medusen aufammt [1].

So hätten wir in Cotylorhiza einen Organismus vor uns, welcher zu verschiedenen Lebenszeiten die drei verschiedenen Wohngebiete des Meeres bezieht.

Die Ammen gehören dem littoralen Gebiete an, die junge Meduse bezieht die Tiefsee und entwickelt sich daselbst weiter. Das geschlechtsreife Thier steigt an die Oberfläche empor und lebt im pelagischen Gebiete.

Schliesslich mag noch auf die theoretische Seite der von mir experimentell gefundenen Thatsache hingewiesen werden.

Ich habe mich in einer unlängst erschienenen Publication der Auffassung von Claus, Hertwig und Hæckel angeschlossen, wonach zwischen acraspeden Medusen und Anthozoen die nächsten Verwandtschafts-Beziehungen bestehen und fügte den bisher aufgeführten Beweismitteln neue hinzu.

Wie ich dort näher auszuführen versuchte, können Gründe aufgeführt werden, dass die Medusen phylogenetisch älter sind und durch Aufgaben ihrer schwimmenden Lebensweise durch Umbildung und Rückbildung den Zweig der Anthozoen hervorgehen liessen.

Die Leichtigkeit, mit welcher verschiedene Medusen

[1] Beim Niederschreiben dieser Arbeit erhalte ich die neueste Arbeit von C. Claus über die Ephyra von Cotylorhiza (Arbeiten aus dem Zoolog. Inst. der Univers. Wien, Tom. V, II Heft, 1884). Darin werden die bisher noch fehlenden Zwischenglieder zwischen Strobila und Meduse von Cotylorhiza genauer beschrieben.

Claus macht die Angabe, dass Cotylorhizallarven in allen Stadien im Golfe von Triest um die Mitte Juli auftraten. Da diese in wenigen Wochen unmöglich zu grossen und geschlechtsreifen Thieren heranwachsen können, so ist wohl anzunehmen, dass der Aufenthalt in der Thiefe mindestens ein volles Jahr, vielleicht mehrere Jahre andauert.

Digitized by Google

sich mit ihrer Exumbrella festsetzen, scheint mir diese Annahme zu unterstützen.

Ich finde zur Zeit nur einen Autor, welcher fast gleichzeitig und unabhängig von mir zu der nämlichen Ansicht sich bekennt.

In seinem eben erscheinenden *Traité d'anatomie comparée* äussert sich Carl Vogt folgendermassen:

« La classe des Hydroméduses procède évidemment de deux souches différentes, dont l'une a produit les Acraspèdes avec les Scyphostomes, l'autre les Craspédotes avec les siphonophores et les polypes hydraires. Les Acraspèdes et Scyphostomes se rapprochent des Anthozoaires, les Craspedotes et les Hydraires des Hydrocorallidés. Cette composition par deux souches différentes a été dernièrement reconnue aussi par Hæckel. Mais nous différons complètement de cet auteur ainsi que de tous les auteurs modernes, quant à la manière de concevoir les rapports entre les formes polypoïdes d'un côté et les médusoïdes de l'autre. Pour tous ces zoologistes, la forme fixée, sessile est la forme primitive, dont dérive, par développement ultérieur, la forme médusoide. Or, nous trouvons que dans tout le règne animal les formes rampantes, sessiles, parasitiques, sont des dérivés ultérieurs, produits par adaption spéciale, de formes primitivement libres [1]. »

Im Allgemeinen wird man diese Anschauung als richtig hinstellen dürfen, allein bei den endlosen Anpassungsverhältnissen in der organischen Natur sind wiederum viele Ausnahmen möglich, so dass im Einzelfalle eben eine eingehende Prüfung nothwendig wird. Bei Comatula, der ontogenetisch und auch paläontologisch ein sessiler Pentacrinuszustand vorausgeht, findet just das Umgekehrte statt. Ob sich die beiden Hauptzweige der Medusen gleichartig verhalten, wage ich noch nicht zu entscheiden. Dage-

[1] C. Vogt et E. Yung, *Traité d'anatomie comparée*, 1883, p. 172.

Digitized by Google

gen lehrt die Erfahrung, dass die von VOGT ausgesprochenen Sätze sich auf den einen Medusenzweig, auf die Acraspeda, anwenden lassen und in der Auffassung der Verhältnisse zwischen ihnen und den Anthozoa befinde ich mich mit VOGT in Uebereinstimmung.

2) DIE « GELBEN ZELLEN » VON *Cotylorhiza tuberculata*.

In der Beurtheilung thierischer Pigmente hat ein neuer und fruchtbarer Gesichtspunct sich Geltung zu verschaffen vermocht, seitdem unlängst durch die Beobachtungen von CIENKOWSKY, ENTZ, CARL BRANDT, HERTWIG, GEDDES u. A. der Nachweis geleistet wurde, dass sehr häufig niedere Algen mit dem thierischen Organismus ein Consortialverhältniss eingehen, die Färbemittel unter Umständen also gar nicht thierischen Ursprungs sind, sondern von einer Symbiose mit ganz einfachen Algen herrühren.

Inwieweit ein derartiger Modus durch die einzelnen Thiergruppen hindurch Verbreitung findet, ist zur Zeit noch nicht völlig abgeklärt und muss eben in jedem einzelnen Falle genauer geprüft werden; allein für grüne, gelbe und rothbraune Farbkörner, welche in grösserer Zahl die oberflächlichen thierischen Gewebe erfüllen, ist bei dem heutigen Stand der Symbiosenfrage eine gewisse Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass sie von gefärbten Algen herrühren, sofern ihr Träger das Wasser als Wohnungsmedium wählt.

Eine eingehendere Darstellung über den Stand dieser Frage hat KARL BRANDT[1] und kürzlich auch OSCAR HERTWIG gegeben[2].

[1] Karl Brandt, Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. *Mittheilungen der zool. Station Neapel*, 1880.

[2] O. Hertwig, Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich. Jena 1883.

Digitized by Google

Cotylorhiza tuberculata besitzt, wie einige andere rhizostome Medusen theils in der Scheibe, theils in den Armen, besonders aber in den Trichterkrausen zahlreiche gelbbraune Zellen, welche oft zu Haufen vereinigt sind.

Diese Gebilde sind von verschiedenen Beobachtern erwähnt und HAMANN[1] hat sie anfänglich als Drüsenzellen gedeutet, welche sowohl im Exoderm, wie im Entoderm vorkommen, verliess indessen später diese Deutung wieder.

GEDDES[2] und nach ihm KARL BRANDT[3] erklärten diese Pigmentzellen als einzellige Algen, welche ihrer Natur und Function nach mit den « gelben Zellen » der Radiolarien übereinstimmen, vielleicht mit ihnen gar identisch sind.

GEDDES hat für diese Gebilde den Namen *Philozoon medusarum* vorgeschlagen. BRANDT nennt sie *Zooxanthellen*.

Ich fand im Mesoderm bei *Cassiopea polypoides* des Rothen Meeres ähnliche Gebilde, ich erklärte sie für eine besondere Gruppe von Mesodermzellen, ich muss die pigmentirten Zellen auch heute noch als Elemente des Mesoderms auffassen, obschon ich gestützt auf die Befunde an Cotylorhiza zwischen gewöhnlichen Colloblasten und pigmenthaltigen Zellen zahlreiche Uebergangsformen antreffe.

CLAUS[4] schliesst sich hinwiederum den Angaben von GEDDES an. Er fand braune Algen frei im Magen der Ephyraform von Cotylorhiza flottiren und dieselben im *Entoderm* eingewandert. Auch gelang es ihm die Theilungszustände der symbiotisch lebenden Algen zu constatiren.

[1] O. Hamann, Die Mundarme der Rhizostomen. *Jenaische Zeitschrift für die Naturwissenschaft*, 1881.

[2] Patrik Geddes, On the Nature and Functions of the « Yellow-Cells » of Radiolarians and Cœlenterates. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1881—1882.

[3] Karl Brandt, loc. cit.

[4] C. Claus, Die Ephyren von Cotylorhiza und Rhizostoma. Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien und der Zoolog. Station in Triest, 1884.

Digitized by Google

Es ist nun richtig, dass vorzugsweise die Entodermzellen bei Cotylorhiza erfüllt sind von braunen Körperchen, ich finde sie bei erwachsenen Medusen aber auch zahlreich in dem Exoderm, welches die Exumbrella bedeckt, so dass sich diese Zellenlage deutlich von der blossen Gallerte abhebt.

Ich finde sie, allerdings viel spärlicher, auch in den Mesodermzellen, zuweilen sind auch grössere Pigmenthaufen in der Mesodermgallerte vorhanden. Manche Mesodermzellen enthalten nur 2—3 Körner.

Die vorhandenen Widersprüche zwischen den Angaben lassen sich lösen und ich möchte dem Vorkommen von Zooxanthellen in den Geweben der Medusen beistimmen. Schon bei *Cassiopea polypoides* erhielt ich bei Jodbehandlung eine deutliche Stärkereaktion der gelbbraunen Zellen. Bei Cotylorhiza trat diese allerdings nicht mit Deutlichkeit hervor, dagegen sprechen andere Gründe für die Gegenwart einer chlorophyllähnlichen Substanz.

Einzelne Armstücke geben mit Weingeistbehandlung ein Extract, das mit dem von Actinia diaphana gewonnenen eine grosse Uebereinstimmung zeigt.

Die Armstücke werden nach Auszug des leichtlöslichen Pigmentes in kurzer Zeit grün und liefern dann ein grünes Weingeistextract.

Aber ein *unlösliches braungelbes Pigment* bleibt auch dann noch zurück.

Neben dem löslichen Farbstoff von offenbar pflanzlicher Abstammung bleibt ein ungelöstes thierisches Pigment zurück, das der Meduse selbst angehört und thierischen Ursprung besitzt.

Ich prüfte auch das Verhalten gegen directes Sonnenlicht. Vor nicht langer Zeit hat Th. W. Engelmann[1] ein ebenso einfaches als sinnreiches Verfahren bekannt ge-

[1] Th. W. Engelmann, Neue Methode der Untersuchung der

Digitized by Google

macht, mit Hülfe dessen sich ganz minimale Quantitäten Sauerstoff nachweisen lassen.

Dieser Forscher geht von dem lebhaften Sauerstoffbedürfniss der Bacterien aus und findet, dass sie sich mit einer gewissen Begier da ansammeln wo Sauerstoff entwickelt wird.

Die von mir versuchte Engelmann'sche Bacterienprobe ergab für Cotylorhiza ein positives Resultat.

Sobald ich die isolirten, lebhaft gefärbten Pigmenthaufen unter dem Microscop mit directem Sonnenlicht beleuchtete, geriethen die Bacterien in lebhafte Bewegung und sammelten sich schon nach wenigen Minuten um die Pigmenthaufen herum an.

Auf Grund dieser Thatsachen kann ich mich der Ansicht von Geddes und Brandt anschliessen, dass die Medusen von *Cotylorhiza tuberculata* Algen enthalten. Jedoch weiche ich insofern von diesen Autoren ab, als ich die Sachlage etwas complicirter ansehe. Die braungelben Pigmentzellen sind Entoderm- und Mesodermzellen, welche eigenes, thierisches Pigment enthalten, daneben nehmen sowohl diese, wie die Exodermzellen zahlreiche kleine Algen (Zooxanthellen) in ihren Plasmakörper auf und gehen mit diesen eine Symbiose ein.

Nun habe ich für *Cotylorhiza tuberculata* in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass sie eine gewisse Zeit ihres Lebens in der Tiefsee zubringt.

Sie muss in so bedeutender Tiefe leben, dass eine Beleuchtung von oben her wegfällt, da das Sonnenlicht auch im günstigsten Falle wohl kaum bis zu 100 Faden hinabgeht. Eine Symbiose mit sauerstoffausscheidenden Algen hätte in der Tiefe physiologisch keinen Sinn. Sie wird also diese nur aufnehmen und verwenden, wenn sie in

Digitized by Google

der pelagischen Region zum Zwecke der Fortpflanzung einwandert, oder als Ephyra herumschwimmt.

Da hier alle Lebensthätigkeiten offenbar gesteigert werden, so erklärt sich die Symbiose aus dem erhöhten Sauerstoffbedürfniss.

Dass namentlich die Trichterkrausen Sauerstoff in erheblicher Menge ausscheiden, wird durch ein weiteres Factum wahrscheinlich gemacht.

Die genannte Meduse geht nämlich noch ein zweites Symbiosenverhältniss ein und zwar mit jungen Fischen.

Die mir überbrachten Medusenexemplare beherbergten oft 5—6 junge Caranx trachurus, welche gewöhnlich absterben wenn die Meduse in Gefangenschaft gehalten wird.

Die jungen Fische halten sich zwischen den Armen der Meduse versteckt und es erinnert dieses Zusammenleben auffallend an einen ähnlichen Fall, den G. Lunel jüngst veröffentlicht hat [1].

3) Ueber eine neue Mittelmeermeduse aus der Gruppe der Orchistomiden.

Die von Ernst Hæckel [2] in seinem Medusenwerke neu aufgestellte Thaumantidengruppe der Orchistomiden weist bisher nur zwei Vertreter auf, welche den aussereuropäischen Meeren angehören. Aus den Antillenmeeren hat derselbe *Orchistoma Steenstrupii* beschrieben, und dieser Form eine von Lesson abgebildete Meduse angereiht, welche wahrscheinlich von der westafrikanischen Küste stammt und den Namen *O. pileus* führt.

[1] Godefroy Lunel, Sur un cas de commensalisme d'un Caranx et d'une Crambessa. *Recueil zoologique Suisse*, tome premier, No. 1, Genève 1883.

[2] Ernst Hæckel, System der Medusen. Jena 1879.

Digitized by Google

Ich bin nunmehr in der Lage, auch in den europäischen Meeren die Gegenwart von dieser Gattung constatiren zu können.

Im Herbst 1883 wurde mir in Neapel ein einziges Exemplar einer Meduse in lebendem Zustande gebracht, welche alle Merkmale der Gattung Orchistoma aufweist, aber als Species von den bisher Beschriebenen abweicht.

Ich bezeichne die Meduse als *Orchistoma agariciforme* nov. spec. Diese Art ist offenbar selten, sonst hätte sie früheren Beobachtern kaum entgehen können, denn keine Localität des Mittelmeeres ist so genau durchsucht, wie der Golf von Neapel. Beim Durchmustern der conservirten Medusen in den Sammlungen der zoologischen Station suchte ich auch umsonst nach einem geschlechtsreifen Exemplar dieser Species.

Ich lasse eine eingehendere Beschreibung der Art folgen:

Das einzige von mir beobachtete geschlechtsreife Exemplar besitzt einen Schirmdurchmesser von 20 Millimeter und eine Schirmhöhe von 10 Millimeter.

Der Schirm ist stark gewölbt und vollkommen halbkugelig. Seine durchsichtige, vollkommen glashelle und reichentwickelte Gallerte ist von ziemlich fester Beschaffenheit.

Der *Magenstiel* ist mächtig entwickelt und hat die Form eines abgestutzten Kegels, welcher mit seiner Spitze aus der Schirmhöhle hervorragt (Taf. XXI, Fig. 1). An der Basis beträgt der Durchmesser des Magenstieles 12 Millimeter, also $^{3}/_{5}$ des Schirmdurchmessers. Ein eigentlicher Magen fehlt. Dagegen stehen am oralen Ende der Radialcanäle auf der Spitze des Magenstieles gefiederte Mundlappen von 2—3 Millimeter Länge. Deren Zahl beträgt 7, während die bisher beschriebenen Orchistomen 32 Mundlappen besitzen.

Digitized by Google

Das *Gastrocanalsystem* ist sehr einfach. Da ein Magen fehlt, so steigen von der Basis der Mundlappen 19 zarte und plattgedrückte Radialcanäle an der Wand des Magenstieles empor. An der Basis des Magenstieles erscheinen sie wie gebrochen und wenden sich nach aussen, um in den wohl entwickeltten, cylindrischen Ringcanal am Schirmrande einzumünden. Ich vermuthe und werde dies weiter unten noch begründen, dass die Zahl der Radialcanäle bei dieser Art nicht constant ist und noch höher ansteigen kann. Ich finde neben den grösseren Radialcanälen noch kleinere, welche sich offenbar später gebildet haben. Die *Gonaden* stimmen mit der Zahl der Kanäle überein und stehen an deren oralem Ende. Es sind längliche Wülste, welche die Mundlappen berühren und etwa $^1/_8$ der Länge des Magenstieles einnehmen.

Der Schirmrand trägt hohle Tentakeln, welche im Leben etwa so lang werden, wie der Schirmdurchmesser und beim Zusammenziehen sich in Spiralen legen. Sie stehen im Allgemeinen perradial, doch fand ich 3 Tentakeln in interradialer Stellung, dafür waren die in der Nähe liegenden Kanäle ohne Tentakel. Jeder Randtentakel besitzt an seiner Basis eine herzförmige Anschwellung.

Auch bei dieser neuen Art sind *Randbläschen* nicht vorhanden, dagegen ist der Rand mit zahlreichen *Cirren* besetzt, welche erst bei schwacher Loupenvergrössserung sichtbar werden.

Die Cirren sind hohl, an der Oberfläche nesselreich und entspringen direct aus dem Ringgefäss (Taf. XXI, Fig. 3). Zwischen zwei Tentakeln stehen durchschnittlich 6—8 Cirren.

Die *Ocellen* sind am Schirmrande in grosser Zahl vorhanden, ich zählte gegen 400. Durchschnittlich stehen 20 Ocellen zwischen zwei Tentakeln (Taf. XXI, Fig. 3). Essind kugelige, schwarze Pigmenthaufen. Hæckel hat bei

Digitized by Google

Orchistoma Stenstrupii in diesen Gebilden eine Linse vorgefunden; bei der neuen Art konnte ich eine solche nicht beobachten.

Das *Velum* zeigt eine mässige Entwicklung und die Schwimmbewegungen des Thieres sind nicht lebhaft. Das Thier ist völlig wasserklar und behält auch im Weingeist diesen Glascharacter bei.

Das Jugendstadium von Orchistoma agariciforme. Nov. spec. (Taf. XXI, Fig. 2.)

Die Entwicklung der Orchistomiden ist zur Zeit noch völlig unbekannt und nur vermuthungsweise spricht sich Hæckel dahin aus, dass die grosse Zahl von Radialcanälen ontogenetisch aus einer tetranemalen Anlage hervorgehen dürfte.

Um so grösseres Interesse mag es gewähren, auch das *Larvenstadium* von *Orchistoma agariciforme* eingehender zu schildern, zumal diese Art offenbar eine ziemlich weitgehende Metamorphose durchmacht.

In dem conservirten Material der zoologischen Station Neapel, welches mir in liberalster Weise zur Verfügung gestellt wurde, fand sich eine vorzüglich conservirte Jugendform einer Meduse, welche zweifellos mit der von mir beobachteten Art zusammengehört und sehr merkwürdige Verhältnisse darbietet. Ich verdanke das werthvolle Exemplar der Güte des Herrn Lo Bianchi in Neapel.

Der Durchmesser des Schirmes beträgt 13 Millimeter. Es sind 16 wohl ausgebildete Radialcanäle mit ebenso vielen perradialen und hohlen Tentakeln vorhanden. Dazwischen, also interradial, befinden sich andere Canäle in den verschiedensten Stadien der Ausbildung; sie gehen aus *centrifugalen* Canälen (Fig. 2) hervor. Einzelne haben

Digitized by Google

den Ringcanal erreicht, sind aber noch dünn, die zugehörigen Randtentakeln erst in der Anlage vorhanden, andere wiederum erscheinen als kurze Ausstülpungen von der oralen Seite her, noch andere sind von der oralen Partie bis in die Mitte der Subumbrella vorgeschritten. Am Schirmrande sind auf dieser Stufe bereits zahlreiche Cirren vorhanden.

Gonaden fehlen vollständig.

Zwei andere Momente sind für das genetische Verständniss der Gattung Orchistoma offenbar von besonderer Bedeutung.

Einmal ist ein ansehnlich entwickelter Magen vorhanden, welcher nur wenig in die Schirmhöhle hineinhängt und an seinem oralen Ende *mit 7 wohlentwickelten Mundlappen* besetzt ist. Sodann ist *der Magenstiel dieser Stufe noch fast ganz unentwickelt* und bildet eine kaum wahrnehmbare Vorwölbung von der Schirmgallerte her.

Der Magen ist bei diesem Exemplar $4^1/_2$ Millimeter breit, niedrig und in seinem Grund in zahlreiche Zipfelchen ausgezogen, aus welchen centrifugal einzelne Kanäle in verschiedenen Stadien der Entwicklung hervorsprossen.

Dieses Entwicklungsstadium von *Orchistoma agariciforme* macht vollkommen den Eindruck einer *æquoriden* Meduse; wer den Zusammenhang mit dem geschlechtsreifen Thiere nicht kennt, wird es auch für eine jugendliche Aequorea halten.

Hinsichtlich der Gonadenbildung ist unsere Form bemerkenswerth.

Bei der weiteren Ausbildung des Magenstieles muss der Magen immer weiter in die Schirmhöhle vorgeschoben werden und erscheint zuletzt zipfelmützenartig über das Stielende gestülpt.

In geschlechtsreifem Zustande ist von ihm nichts mehr wahrzunehmen und es liegt die Annahme sehr nahe, dass er in der Bildung der Gonaden aufgeht.

Digitized by Google

Vergleicht man die Grössendimensionen von Larve und geschlechtsreifer Meduse, so kann darüber kaum ein Zweifel obwalten.

Auch sieht man schon an der Jugendform bei mässiger Vergrösserung Verdickungen der Magenwand und zwischen den verdickten Stellen präformirte Wege, auf welchen die Radialkanäle bis zu den Mundtentakeln reichen. Der vordringende Magenstiel verengert den Magenraum und mit Ausbildung der Gonaden erfolgt Verschluss des Magens und Verlöthung seiner Wände mit Ausnahme jener übrig gebliebenen Wege.

Die ziemlich kurzen, am oralen Ende der Radialgefässe liegenden Gonaden sind daher *nur scheinbar canalar, in Wirklichkeit gehen sie aus einer gastralen Anlage hervor.*

Dieser Fall steht bei den Thaumantiden und bei den Leptomedusen bisher ganz vereinzelt da.

Wir entnehmen diesen Thatsachen, dass die Entwicklung von *Orchistoma agariciforme* mit einer ziemlich tief eingreifenden Metamorphose verknüpft ist, dass der geschlechtsreifen Meduse ein æquorides Stadium vorausgeht und die wichtigsten Veränderungen in der Vermehrung der Radialcanäle, Rückbildung des Magenraumes und verhältnissmässig späte Ausbildung des mächtigen Magenstieles bestehen.

Zürich, den 1. Februar 1884.

Digitized by Google

SUR LES
CELLULES DU FOLLICULE
ET LES
CELLULES GRANULEUSES CHEZ LES TUNICIERS

PAR

le Dr Armand SABATIER
Professeur à la Faculté des sciences de Montpellier [1].

Avec les planches XXII et XXIII

Dans un mémoire sur l'œuf et ses enveloppes, chez les Tuniciers, mémoire publié dans le premier numéro de ce Recueil, H. Fol analyse et critique les idées émises par moi dans mes recherches sur l'œuf des Ascidiens (1). Cette publication de mon éminent collègue de Genève m'a paru demander une réponse ; et je dois le remercier de la gracieuse hospitalité qu'il a bien voulu me donner comme directeur de ce Recueil.

Avant d'aborder la question purement scientifique, je dois une explication aux lecteurs du mémoire de Fol. Quelques mots suffiront.

[1] Les recherches et observations qui constituent la base de ce mémoire ont été faites à la station zoologique de Cette (Hérault).

Digitized by Google

Quand j'ai publié mes Recherches (1), je n'avais aucune connaissance directe des travaux de Fol, et j'ignorais qu'il se fût occupé de l'origine des cellules du follicule. Ce n'est que quand mon mémoire était presque complètement imprimé que j'ai reçu la note de Fol du 28 mai 1883 (2). Je m'empressai aussitôt de citer l'opinion de l'auteur que je n'avais pas mentionnée dans la partie déjà imprimée de mon travail. C'était là une question de loyauté. Ainsi s'explique la contradiction qu'il y a entre la première et la dernière partie de celui-ci. Mes opinions avaient été le résultat de mes recherches personnelles et je les croyais entièrement originales quand je les ai publiées.

Elles l'étaient d'ailleurs à certains égards, ainsi que cela ressortira de la suite du présent mémoire.

Si en outre j'ai prêté à Fol, sur les cellules du Testa, une opinion qu'il n'a pas émise, c'est que cette opinion lui est attribuée dans le compte rendu du Congrès de Montpellier (1879) de l'Association française pour l'avancement des sciences, p. 768. Fol n'ayant pas à ma connaissance rectifié cette assertion, j'étais autorisé à la considérer comme exacte.

Voilà l'explication des contradictions qui ont pu légitimement étonner H. Fol, explication dont il s'est d'ailleurs généreusement empressé de reconnaître le bien fondé dans une note courtoise insérée dans le n° 2 de ce Recueil.

La question personnelle étant ainsi vidée, je me hâte d'aborder la question scientifique et je désire la traiter avec une entière franchise, qui n'exclut ni le bon ton, ni la courtoisie que se doivent des hommes également amis de la vérité.

Je remercie sincèrement H. Fol de m'avoir, par ses critiques, fourni l'occasion de reprendre la question de

Digitized by Google

l'origine des cellules du follicule et des cellules du testa chez les Tuniciers. Il m'a ainsi conduit à examiner de plus près cette question très délicate, et à me rendre un compte plus exact de l'intimité des phénomènes,

Je n'ai point à revenir sur les idées émises à ce sujet par les nombreux Zoologistes qui s'en sont occupés. Il suffira au lecteur, pour être édifié à cet égard, de lire mon mémoire (1) et le mémoire de H. Fol (4). Le débat doit être actuellement circonscrit entre H. Fol, Roule et moi.

Tous les trois, nous pensons que les cellules du follicule prennent naissance dans l'intérieur de l'œuf, au voisinage du noyau, et qu'elles se transportent ensuite à la surface du vitellus. La question qui nous divise a seulement trait au mode de formation de ces éléments.

C'est donc sur ce point que je vais d'abord insister. Je m'occuperai ensuite de l'origine des cellules dites du testa.

Pour Fol et Roule, les cellules du follicule ont, pour point de départ essentiel, un élément figuré provenant de la vésicule germinative. Pour moi, les cellules du follicule ont pour origine essentielle des éléments du vitellus qui se différencient dans la couche qui entoure la vésicule germinative. La participation de cette dernière n'est nullement essentielle, et n'est qu'un cas accidentel, si elle a réellement lieu.

Je ne puis songer à abuser de l'aimable hospitalité que je reçois dans ce Recueil, et je dois par conséquent renoncer à une discussion étendue des idées de Fol et de Roule et du mémoire auquel je réponds aujourd'hui.

Je ne puis cependant passer sous silence les points qui me semblent devoir donner lieu à une juste critique.

Les idées émises par Fol, dans son premier mémoire en 1877 (3), diffèrent notablement de celles qui sont for-

Digitized by Google

mulées, soit dans sa Note à l'Institut (2), soit dans le mémoire du premier numéro de ce Recueil (1).

Renvoyant le lecteur au texte lui-même, je me borne à résumer ainsi la première opinion de Fol : Les cellules du follicule sont d'abord une *petite accumulation de substance granuleuse* touchant la paroi de la vésicule germinative. Quand elles sont plus grosses, c'est-à-dire plus tard, l'on voit une petite *excroissance creuse de la vésicule* pénétrant au milieu de la cellule. *Plus tard* encore elles ont atteint leur volume normal et on distingue dans leur intérieur un *petit noyau.* En somme « les cellules folliculaires ont leur origine dans les *accumulations de protoplasma* qui se forment aux dépens *du vitellus,* à la *limite de la vésicule germinative.* Le *noyau* de ces cellules *paraît dériver de la vésicule.*

Quant à l'opinion soutenue aujourd'hui par Fol, j'avoue qu'elle présente encore pour moi quelques obscurités et qu'elle me semble manquer de netteté et de précision. Dans sa note à l'Institut (2) Fol dit que chez *Ciona intestinalis* la production endogène commence par un *épaississement local* de l'enveloppe nucléaire avec *extroflexion* de la partie épaissie. Le *nucléole* se trouve généralement dans le voisinage immédiat de ce petit diverticule et *semble céder* un petit fragment de sa substance qui se placerait au *fond de la cavité* du diverticule. Puis le diverticule devient un *bourgeon solide* qui croit sans perdre sa connexion avec l'enveloppe du noyau. Le *pédoncule* qui le relie à cette membrane ne se divise que lorsque la grosseur définitive est atteinte.

Dans le mémoire de ce Recueil (4) les phénomènes du processus diffèrent notablement, quoiqu'il s'agisse également de *Ciona intestinalis.*

Il y a d'abord (comme dans le premier cas) épaississement localisé de l'enveloppe de la vésicule ou paroi for-

Digitized by Google

mée de substance chromatique. C'est un *petit bouton arrondi,* faisant saillie *du côté de la cavité de la vésicule.* Bientôt *après* il fait *aussi saillie* du côté externe de la paroi nucléaire, donnant un peu l'idée d'un *bouton de chemise.*

Puis il se trouve entièrement en dehors de la paroi, et c'est alors que le *vitellus environnant* commence à *se différencier* pour lui fournir son *protoplasme cellulaire.* Quant à l'*extroflexion,* à l'*évagination,* elle n'est *pas constante,* et n'a *rien d'essentiel.* « Les *véritables images* de bourgeonnement sont *assez rares,* et il faut passer en revue un *très grand nombre* d'œufs pour avoir la *chance* d'en rencontrer quelques-uns » (4, p. 116). Le *seul fait invariable* c'est la *sortie d'une parcelle de chromatine* qui se détache du noyau de l'ovule et devient le centre d'un petit *amas de protoplasme* dérivé du *vitellus.*

La sagacité du lecteur me dispensera de mettre plus en relief ce qu'il y a d'indécis et de variable dans cet ensemble de conceptions du phénomène.

Quant à Roule (5) il n'a vu ni épaississement local de la paroi de la vésicule, ni extroflexion, ni bouton de chemise, ni participation du nucléole. Pour Roule la vésicule germinative renferme, outre le nucléole principal, de 2 à 6 nucléoles adventifs plus petits. Certains d'entre eux sont placés sur la *limite externe* alors *assez confuse* de la vésicule germinative et pénètrent même dans le vitellus. Les œufs un *peu plus développés* renferment quelques-uns de ces nucléoles dans leurs vitellus, et de plus en plus près de la membrane vitelline que l'ovule est plus avancé. « *Autant qu'il est possible d'en juger* d'après cet aspect, ceci correspond *sans doute* à une *migration vers l'extérieur* des noyaux formés dans la vésicule germinative. »

« Les *nucléoles parvenus dans le vitellus* sont entourés plus ou moins rapidement par une *zone claire,* d'*abord*

Digitized by Google

assez confuse, puis nettement délimitée ; il est permis dès lors de les considérer comme les noyaux de cellules, d'origine endogène, dont *le protoplasme serait la zone claire.* »

Si l'on considère que ROULE n'a vu ni épaississement local de la paroi de la vésicule, ni extroflexion de cette paroi, ni participation du nucléole principal, ni forme de bouton de chemise ; et si l'on ajoute que FOL n'a pas vu les nucléoles adventifs dont parle ROULE, quoique ses recherches aient porté sur la même espèce de Tuniciers et qu'il ait employé des méthodes de recherches très variées, on comprendra difficilement que le Professeur distingué de Genève puisse trouver qu'un *accord semble possible* entre ses opinions et celle de ROULE.

Ces deux théories, *loin de concorder sur plusieurs points importants*, n'ont qu'un point de contact, c'est que les cellules du follicule ont pour origine des parties sorties de la vésicule. Mais ici encore il y a des différences frappantes ; car non seulement les éléments expulsés sont d'origine très différente, mais tandis que FOL a saisi pour ainsi dire les grains de chromatine en train d'opérer leur sortie (bouton de chemise, extroflexion de la paroi), ROULE est loin de donner semblable assurance et d'être aussi affirmatif. Il a vu de petits nucléoles dans la vésicule germinative ; il en a vu au dehors dans le vitellus, et il en a conclu tout simplement que ceux du dehors provenaient de ceux du dedans. Il ne signale aucune preuve, aucune trace, aucun signe de cette migration. Il n'a rien constaté à cet égard ni sur le frais, ni après l'emploi des réactifs tels que l'acide osmique.

Il me semble que les nombreuses divergences que je viens de signaler et qui portent sur des points importants du processus, ne sont pas de nature à faire considérer le très faible point de contact des deux théories comme

Digitized by Google

équivalent à un fait acquis et à une solide démonstration scientifique. J'y trouverais déjà une présomption qu'il doit y avoir dans les conceptions que je viens d'analyser des défauts de précision, et des confusions; et c'est là d'ailleurs le résultat auquel m'ont conduit les recherches que je viens de poursuivre d'une manière continue pendant quelques mois. Je vais exposer les résultats que j'en ai retirés; et c'est avec leur aide que je pourrai faire avec quelque fruit, je l'espère, la critique des opinions que je viens d'examiner.

Mes recherches ont porté plus spécialement sur *Ciona intestinalis* qui abonde à Cette, mais aussi sur *Phallusia mamillata, Phallusia cristata,* et sur *Diazona violacea.*

J'ai observé les œufs de *Ciona* à l'état frais dans le sang de l'animal; mais j'ai en outre traité les œufs par des réactifs très divers, et par des procédés de coloration très variés.

Voici, pour abréger, la série de ces manipulations diverses.

1° Préparations au perchlorure de fer et à l'acide gallique, suivant le procédé de Fol.

2° Traitement par l'acide acétique à 5°/₀, puis par l'alcool et coloration par des procédés divers qui seront indiqués ci-après.

3° Préparation par le liquide chromo-acéto-osmique de Flemming et coloration ultérieure.

4° Préparation par le liquide chromo-acétique de Flemming.

4° Préparation par l'acide chromique à 0,5°/₀, ou à 1 ou 2 et jusqu'à 5°/₀.

6° Traitement par l'alcool absolu.

7° Traitement par l'acide osmique à 1°/₀.

J'ai employé tantôt la dissociation, tantôt la méthode des coupes après durcissement final dans l'alcool absolu.

Digitized by Google

Quant aux méthodes de coloration, j'ai fait usage tantôt du carmin de BEALE, tantôt du carmin aluné acétique avec décoloration dans l'alcool, tantôt du carmin boraté avec décoloration par la méthode de GRENACHER, tantôt l'éosine, tantôt la safranine, suivant la méthode de décoloration de FLEMMING et HERMANN par l'alcool et l'alcool absolu.

Les ovaires dissociés ont été observés dans la glycérine formique ; les coupes ont été montées dans le baume.

Mes observations ont été faites avec un grand microscope de Zeiss, pourvu du concentrateur d'Abbe, avec un excellent objectif à immersion homogène $^1/_{12}$ de pouce de Zeiss et avec un objectif à immersion ordinaire L du même constructeur.

J'ai renouvelé mes observations sans relâche et d'une manière très continue pendant plusieurs mois, et je me base sur un très grand nombre d'examens très sérieusement faits. En voici les résultats constants.

Si l'on observe des œufs très jeunes de *Ciona* au moment où pour ainsi dire les premières cellules du follicule vont se montrer (Pl. XXII, fig. 1, 2), on remarque que la vésicule germinative nettement délimitée ne possède qu'*un seul* nucléole très réfringent, très sensible aux colorants nucléaires et plongé dans un liquide hyalin ou suc nucléaire qui se colore peu et au sein duquel se trouvent des grains colorés plus ou moins épars, ne constituant pas un réseau continu et que l'on est convenu de désigner comme grains de chromatine (FLEMMING).

Ces grains plus ou moins nombreux sont très différemment distribués suivant les œufs, et ont des volumes très variables depuis celui de fines granulations jusqu'à celui de petits grains ou rarement de petits nucléoles (fig. 29, 30). Mais il est à remarquer que sur les œufs frais, observés dans le sang de l'animal, on n'aperçoit que le

Digitized by Google

nucléole qui est très rarement double, et que les grains chromatinés n'apparaissent qu'après l'emploi des réactifs tels que les acides et les colorants.

Cette circonstance permet de penser avec FLEMMING que la substance du nucléole n'est pas exactement de même nature que celle des grains ; et d'ailleurs on voit clairement par les méthodes de décoloration soit de GRENACHER avec le carmin boraté, soit de FLEMMING et HERMANN avec l'éosine, la safranine, etc., que le nucléole manifeste pour les colorants une affinité bien plus grande que celle des grains de chromatine.

La vésicule germinative est limitée par une paroi à double contour très nette, très visible dont la nature semble, d'après les réactions, être semblable à celle des grains internes. Avec de forts grossissements on peut voir que cette membrane paraît percée de pores très fins, très rapprochés et qu'elle est peut-être formée de grains égaux très pressés les uns contre les autres.

Il est remarquable d'ailleurs (fig. 15, 16) que la limite interne de l'enveloppe est bien plus nette, bien plus tranchée que la limite externe, la première se séparant du contenu de la vésicule par un trait net, pur et régulier, tandis que la limite externe semble présenter des saillies et une ligne onduleuse, correspondant à une surface mamelonnée dont les saillies correspondraient aux grains qui la composent.

Enfin en dehors de cette membrane et de la couche profonde du protoplasma transparent qui compose le vitellus de l'œuf se trouvent des granulations en nombre parfois considérable, présentant exactement le même aspect, les mêmes formes, et les mêmes réactions que les grains internes (fig. 1, 2, 6). Ces grains sont généralement assez nombreux, parfois accumulés surtout vers un des côtés de la vésicule. On ne saurait les considérer

Digitized by Google

comme des grains lecithiques, car ils se trouvent chez les œufs encore très jeunes ; et l'identité de leurs réactions avec celles des grains internes autorise à leur attribuer une composition identique.

Si maintenant on examine des œufs chez lesquels les cellules folliculaires sont en voie de formation, voici ce que l'on observe :

On voit d'abord, sur un point au voisinage de la vésicule, les grains de chromatine du vitellus se multiplier et s'agglomérer (fig. 3, 4, 8, 9, 21, 23, 25, 28). Ces grains se réunissent bientôt les uns aux autres pour se souder et se confondre en une masse assez réfringente et colorée. Au début, ces masses ont des formes irrégulières, inégales, à surface mamelonnée muriforme (fig. 8, 12, 14, 15, 16, 28), qui sont en relation avec leur formation par agrégation successive de grains préexistants. Mais d'ailleurs ce processus est mis hors de doute par la présence au voisinage et à la surface même du corpuscule de grains non encore incorporés et dont quelques-uns sont même appliqués à la surface du corpuscule sous forme de petites lentilles plan-convexes (fig. 14, 15).

Quand l'agglomération commence à se former on n'aperçoit entre les grains d'autre différence que des inégalités de volume, et même quand la fusion des premiers grains a produit un corpuscule encore irrégulier, la masse représente le plus souvent un aspect homogène, et aucune des réactions employées ne peut révéler la présence d'un grain central plus réfringent.

Mais à mesure que le corpuscule atteint par de nouvelles acquisitions ses dimensions et sa forme normales, c'est-à-dire à mesure qu'il s'organise, on voit se dessiner dans son intérieur le plus souvent un, parfois deux (fig. 18, 22) et parfois un plus grand nombre de grains plus réfringents (fig. 16).

Digitized by Google

La nature intime de ces processus de formation est d'ailleurs révélée par des apparences remarquables que décèlent les réactifs dans la constitution du protoplasma vitellin de la région qui entoure le corpuscule en voie de formation. Avec de bons objectifs on aperçoit en effet sur les œufs convenablement colorés, une zone claire, moins colorée, moins riche en granulations (fig. 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 25*bis*). Cette zone, d'abord peu étendue et à limites très indécises quand l'agglomération des granulations commence à se faire, s'étend et s'accentue à mesure que les grains se multiplient. On y distingue alors d'ailleurs des striations rayonnantes qui ordinairement très fines et très délicates sont bien indiquées par places par des grains orientés suivant la direction des rayons, grains dont le volume diminue du centre à la périphérie (fig. 14, 15, 16, 17, 19, 24). Ces apparences qui se présentent très souvent à l'œil de l'observateur attentif, sont de nature à éclairer considérablement le processus de formation et la nature des corpuscules intravitellins qui constitueront plus tard les cellules du follicule. Il n'y a en effet qu'une interprétation possible. C'est que les corpuscules sont le résultat de la formation et de la concentration progressive au sein du vitellus, sur un point voisin de la vésicule, de grains protoplasmiques différenciés, devenus réfringents, et susceptibles de coloration assez vive. La zone claire, moins colorée qui s'étend autour du point de concentration correspond à la sphère d'action de ce mouvement centripète, et il est remarquable que le rayon de cette sphère s'accroît à mesure que le corpuscule chromatisé s'accroît par des additions successives de granules, ce qui me paraît indiquer d'une manière non douteuse, que la masse de protoplasma perd sa substance chromatinée qui se condense en granules ; et que ceux-ci, à leur tour, se

Digitized by Google

concentrent et se fusionnent dans le corpuscule. La disposition rayonnante des grains et cette circonstance, que le volume des grains augmente de la périphérie au centre sont des témoins de cette condensation progressive de la substance chromatinée diffuse dans le protoplasme de l'œuf.

Les corpuscules, étant constitués par l'agglomération de grains de protoplasme chromatinés, ont généralement une forme sphérique, mais cette forme peut être irrégulière et à axes inégaux. On remarque assez souvent les formes ovalaire, elliptique, triangulaire (fig. 14, 15, 16); on rencontre parfois des corpuscules à forme allongée dont le grand axe est dirigé suivant un des rayons de l'œuf (fig. 6, 7, 11, 12, 15, 16, 24, 27, 28) et qui ne touchent à la paroi de la vésicule germinative que par une de leurs extrémités et parfois même la plus petite, la plus étroite. Mais il est très clair que ces corpuscules sont tout à fait en dehors de la vésicule, et n'ont aucune relation avec son contenu. La paroi de la vésicule est intacte et son double contour très net n'offre aucune inflexion, aucune extroflexion, et aucune continuité avec la périphérie du corpuscule. Il ne peut y avoir aucun doute à cet égard.

Je suis convaincu que ce sont ces aspects que Fol a considérés comme des traces d'extroflexion de la paroi de la vésicule. Ses figures sont très démonstratives à cet égard; elles sont la représentation fidèle de ce que j'ai observé moi-même, et il est facile de s'en assurer en comparant les fig. 1, 4, 5 de la Pl. VII de son mémoire (4) avec les dessins qui accompagnent le mien et notamment les fig. 11, 12, 27, 31. Tout observateur sera frappé comme moi, de ce que dans les dessins de Fol, dont je reconnais la parfaite exactitude, la prétendue extroflexion, ou évagination creuse, conique, non seulement est d'une

Digitized by Google

tout autre nuance (fig. 1, 4, de Fol) que le suc nucléaire qui est censé en remplir la cavité, mais est surtout remarquable par l'absence absolue de cette *couche enveloppante formée de substance chromatique qui constitue la paroi de la vésicule* (Fol, 4, p. 125), paroi, à *double contour*, très évidente, et qui très nettement dessinée sur les fig. 2, 3, 4, 6, 7, 8 de Fol, fait complètement défaut sur les prétendues évaginations des fig. 1 et 4. Il est remarquable aussi que sur ces deux figures et sur la fig. 5 le prétendu pédoncule de l'évagination soit nettement séparé et coupé de la cavité de la vésicule par la paroi de la vésicule, de telle sorte que l'on n'aperçoit pas la lumière du goulot de l'évagination, au point d'abouchement avec la cavité de la vésicule. Aussi suis-je disposé à trouver dans ces figures des arguments en faveur de la non-existence des extroflexions plutôt qu'en faveur de leur réalité.

Quand le corpuscule intravitellin a acquis un certain volume d'ailleurs assez variable, et même souvent avant d'avoir acquis la masse qu'il atteindra plus tard, il tend à s'éloigner de la vésicule germinative et à se porter vers la périphérie de l'œuf. Il opère alors sa migration à travers le vitellus, migration qui s'accomplit très vraisemblablement d'une manière rapide, car on rencontre un nombre relativement faible de corpuscules situés entre la vésicule et la membrane vitelline. Mais pour être petit, ce nombre n'en est pas moins notable (fig. 5, 6, 14, 15, 16, 17, 21, 29) et suffisant pour établir que les corpuscules subissent une migration, attendu qu'ultérieurement on n'en rencontre plus dans le sein du vitellus.

Il est un point sur lequel je tiens à faire quelques réflexions. Je veux parler de l'épaississement de la paroi de la vésicule et du passage de la petite masse de substance nucléaire de l'intérieur à l'extérieur de la vésicule, au travers de cette paroi.

Digitized by Google

Où Fol voit-il la preuve que ce petit bouton arrondi faisant saillie du côté de la cavité de la vésicule (4, p. 125) est réellement le résultat de l'épaississement de la paroi de cette dernière? Sur quoi s'appuie-t-il pour affirmer que ce grain coloré et réfringent n'est point un des grains presque toujours nombreux qui sont contenus dans la cavité de la vésicule et très souvent même au voisinage de la paroi? Comment peut-on l'en distinguer? Par aucun caractère: ce sont choses identiques, absolument identiques comme aspect, comme situation, comme réaction. C'est là en effet ce que pense avec moi Roule, puisqu'il considère ces grains comme un des petits nucléoles *préformés* dans la vésicule. Je regrette vivement que Fol ne nous ait pas donné un dessin de *l'épaississement local* de la paroi vésiculaire, tel qu'il l'a observé. C'est là un trait assez important de sa théorie pour qu'il valut la peine de le dessiner. Fol au contraire ne nous représente qu'un grain de substance chromatinée placé auprès de la face interne de la paroi. C'est là le cas d'un très grand nombre de grains intravésiculaires, sans qu'il y ait lieu de les considérer comme résultant d'un épaississement localisé de la paroi.

Pour moi, je le déclare d'une manière très catégorique, je n'ai *jamais* observé cet épaississement local, quoique je me sois appliqué à le découvrir chez plusieurs milliers d'œufs. Une seule fois j'ai observé quelque chose de semblable, mais dans de tout autres conditions, et j'ai représenté le cas fig. 20. J'en donnerai l'explication ultérieurement. Mais en admettant même cette origine par épaississement local, on a quelque peine à comprendre que cette portion épaissie destinée à sortir de la vésicule immédiatement après sa formation, fasse d'abord saillie en dedans, du côté de la cavité de la vésicule. Je conviens qu'il n'y a là rien d'impossible; mais j'espère

Digitized by Google

qu'on conviendra aussi qu'il en résulte une complication singulière dans le processus qui est de nature à faire réfléchir et qui exige un redoublement de preuves.

Une fois le bouton interne formé, Fol a-t-il réellement observé sa sortie et son passage à travers la paroi de de la vésicule ? a-t-il vu le bouton engagé dans son trajet à travers la paroi ? a-t-il vu *des images qui donnent la preuve irrécusable de ce passage?* Le texte me paraît dire oui, mais les figures me semblent dire clairement le contraire.

D'après Fol (4, p. 125) le petit bouton arrondi fait *d'abord saillie du côté de la cavité* de la vésicule; *bientôt après* on le voit *saillir aussi* du côté *externe* de la paroi nucléaire, donnant un peu l'idée d'un *bouton de chemise* qu'on regarderait de profil; *puis il finit* par se trouver entièrement *en dehors* de la *paroi*. Cette description s'applique sans aucun doute à deux renflements l'un interne et l'autre externe reliés par une tige (bouton de chemise). Il est regrettable qu'une disposition si caractéristique et si démonstrative n'ait pas été représentée par Fol, car je ne puis considérer comme telle la fig. 2, Pl. VII de son Mémoire (4). à laquelle il renvoie le lecteur, et qui ne représente en réalité qu'un corpuscule déjà gros en dehors de la paroi, et des grains chromatinés en dedans, mais *très nettement* séparés par la paroi, et sans la moindre trace de la tige intermédiaire qui est la disposition essentielle et indispensable pour la démonstration.

J'ai assez souvent observé des dispositions semblables, et j'en donne deux figures (fig. 27 et 29); mais je n'ai jamais vu la tige, et ces dispositions ne m'ont paru présenter rien de bien particulier attendu que rien ne s'oppose à ce que les grains chromatinés internes et externes soient placés vis-à-vis l'un de l'autre de chaque côté de la paroi de la vésicule. Bien plus, je donnerai plus tard des raisons pour que ce fait se produise assez souvent.

Digitized by Google

Le corpuscule intravitellin formé par la concentration de grains chromatinés se porte vers la périphèrie et y arrive dans des conditions que je vais examiner.

La zone claire qui l'entoure se circonscrit et s'amincit (fig. 18), le corpuscule arrive à la surface du vitellus, et s'applique en s'aplatissant sous forme de lentille contre la face interne de la membrane folliculaire. On s'aperçoit alors clairement que le corpuscule constitue le noyau massif de cette cellule, noyau formé par agglomération de grains chromatinés, et au sein duquel se sont différenciés un ou quelquefois plusieurs grains plus réfringents qui constituent des nucléoles. Le protoplasme clair, achromatiné quand il est parvenu à la surface, provient de la zone claire. Mais dans d'autres cas plus fréquents la zone claire périphérique se réduit tellement que les noyaux vitellins pourvus de leur nucléole arrivent contre la membrane du follicule à l'état nu ou presque nu, et n'acquièrent qu'ultérieurement une atmosphère de protoplasme incolore. On peut voir ces diverses formes et les formes intermédiaires soit dans les dessins de Fol (4), soit dans les miens.

Cette observation me conduit à préciser un point sur lequel Fol et Roule me paraissent avoir commis une certaine confusion.

Pour Fol (4, p. 125 et 126) le noyau de la cellule folliculaire est d'abord un petit bourgeon de chromatine détaché du noyau de l'ovule et qui devient le centre d'un petit amas de protoplasme dérivé du vitellus. « Pendant *tout le temps* que *dure la croissance* de la cellule « folliculaire, *pendant l'émigration* vers la surface, et *même* « *encore un certain temps après qu'elle a émergé,* l'amas « interne de substance chromatique conserve la forme « *compacte,* il se creuse ensuite petit à petit et prend « la forme vésiculaire, habituelle pour la grande majo- « rité des noyaux. »

Digitized by Google

Il ressort clairement de là que FOL considère le grain réfringent que j'ai décrit dans le sein du corpuscule, comme représentant le futur noyau de la cellule, tandis que la masse du corpuscule lui-même ne serait que le protoplasme de la cellule folliculaire.

Cela résulte également, et d'une manière positive, des lignes suivantes de la page 122 (4) : « Quelques-unes « des cellules qui se voient à la surface de l'ovule sem- « blent, à première vue, être dépourvues de noyau. Les « réactifs colorants qui s'adressent spécialement aux « noyaux y font apparaître une petite masse centrale de « substance chromatique. »

Je ne crains pas d'affirmer que si cette petite masse centrale se colore vivement, la masse qui l'enveloppe se colore aussi, quoique à un moindre degré et qu'elle a surtout un moindre degré de réfringence. La petite masse centrale est le nucléole et non le noyau, et la masse périphérique est un vrai nucléus compact un peu déchromatiné[1] et autour duquel se dessinera une atmosphère de protoplasme incolore. Il y a certainement là une confusion. Le noyau de la future cellule est bien cette agglomération de grains qui se fusionnent et forment un corpuscule volumineux et compact au voisinage de la cellule; et le grain réfringent central n'en est que le nucléole. Pour élever ce dernier à la dignité de noyau, et lui octroyer le volume qu'il devrait atteindre plus tard lorsqu'il est devenu périphérique, FOL pense qu'il se creuse et devient vésiculaire. Mais c'est là une supposition gratuite, car les noyaux des cellules folliculaires restent compacts ainsi que l'a bien vu KUPFFER et ainsi que je

[1] Les noyaux des cellules folliculaires manifestent une affinité modérée pour les colorants, ce que l'on peut rationnellement attribuer à la diminution de l'activité nutritive d'éléments appelés à s'éliminer et à ne jouer qu'un rôle très secondaire.

Digitized by Google

l'ai constaté moi-même. Fol d'ailleurs a dû certainement se convaincre lui-même de la nature nucléaire de ces corpuscules volumineux situés près de la vésicule germinative, car il en dessine dans plusieurs de ces figures notamment fig. 4 et 6, Pl. VII (4); et il y a lieu de se demander pourquoi ces gros noyaux encore en contact avec la vésicule germinative ont été représentés avec une forme vésiculaire non douteuse, avec paroi très distincte, et granulations internes et disséminées de chromatine. Cela est en contradiction évidente avec l'assertion si nettement formulée par Fol dans le passage de son mémoire (4) que je viens de citer textuellement. Je ne puis m'expliquer cette opposition entre les idées de l'Auteur et ses figures que par ces circonstances, qu'il n'a pas dû remarquer que certains noyaux folliculaires arrivés à la périphérie avaient une atmosphère de protoplasme et d'autres étaient à l'état nu, ou presque nu, qu'il a dès lors considéré le nucléole de ces derniers comme le nucléus non encore devenu vésiculaire des premières, et ainsi de suite pour le nucléus et le protoplasme.

J'ajoute en outre que si Fol a été porté à attribuer dans ses dessins aux gros corpuscules intravitellins une structure vésiculaire qu'il leur a refuse formellement dans le texte, c'est qu'il n'a pu s'empêcher de reconnaître la nature nucléaire de ces corps volumineux, et qu'il lui a paru difficile de trouver une relation génétique directe entre ces masses volumineuses si elles étaient compactes, et le petit bouton qu'il considérait comme leur ayant donné naissance.

J'ajoute que Roule (5) a commis la même confusion, car il considère les petits nucléoles parvenus dans le vitellus comme constituant les noyaux des cellules folliculaires.

Si donc, comme je ne crains pas de l'affirmer, Fol a

Digitized by Google

pris dans les cellules folliculaires le nucléole pour le noyau, que devient le reproche qu'il m'adresse pages 113 et 123 (4) de n'avoir pas vu le noyau de ces cellules au début de leur existence ?

Ce reproche change d'objet : ce qui m'aurait échappé ne serait pas la substance nucléaire renfermée dans la cellule et formant son noyau, mais simplement la petite granulation qui constitue le nucléole. Or ce reproche qui perd ainsi presque toute sa portée, je ne l'accepte encore que dans de faibles limites. Ce nucléole n'est pas toujours différencié, et même avec les colorants nucléaires spéciaux tels que l'éosine, la safranine suivis de décoloration par l'alcool absolu, je ne l'ai pas toujours observé dans les corpuscules centraux en voie de formation (fig. 14, 15, 16, 23) et même dans quelques-uns de ceux qui ont atteint la surface. Il ne se montre souvent que plus tard. Quand le corpuscule est central, il est généralement moins différencié et moins évident, et il s'accentue à mesure que le corpuscule nucléaire devient périphérique,

Ce fait de l'absence primitive de nucléole a d'ailleurs été observé par Fol lui-même, car dans son premier mémoire (3) il dit expressément que dans l'état *le moins avancé*, les cellules se présentent sous forme d'une petite accumulation de substance granuleuse touchant la paroi de la vésicule germinative, et que ce n'est que *plus tard* que l'on voit une petite excroissance creuse de la paroi de la vésicule pénétrant au milieu de la cellule. Si je ne me trompe, il s'agit bien ici de l'apparition tardive de ce que Fol considère comme le noyau, et de ce que je regarde comme le nucléole.

Si ce nucléole n'apparaît pas dès le début, s'il ne se différencie que progressivement, si en outre comme les nucléoles en général il est susceptible de paraître et de disparaître pour reparaître encore, il n'est donc pas éton-

Digitized by Google

nant qu'il n'aît pas toujours suffisamment attiré mon attention.

Je n'y attachais pas d'ailleurs, et je continue à ne pas y attacher l'importance que lui attribuent FOL et ROULE ; et néanmoins je l'ai dessiné dans plusieurs figures de mon mémoire (1), et notamment dans les fig. 7*e*, 11, 12, 13*b*, 17, 20, 29*a* et bien d'autres pour les noyaux périphériques, et dans les fig. 60, 61, 64, 55*a*, 63, 67, pour les noyaux encore intravitellins. Je ne saurais donc souscrire à la proposition de FOL que cette parcelle de substance nucléaire m'a *complètement échappé*.

Il y a cependant un détail important sur lequel mon attention a été en défaut. Si je ne mérite point le reproche de n'avoir pas su découvrir le noyau dans le sens qu'y attache FOL, je le mérite à d'autres égards. En effet, n'ayant pas reconnu que les corpuscules intravitellins parviennent parfois nus à la surface du vitellus pour y acquérir ensuite une atmosphère de protoplasme achromatiné, j'ai pris ces corpuscules aplatis contre la face interne de la capsule, je les ai pris, dis-je, pour les masses protoplasmiques au sein desquelles se formait ultérieurement un noyau. C'est là une erreur que je dois loyalement reconnaître.

Que faut-il penser du rôle que FOL prête au nucléole principal de l'ovule dans la formation des cellules du follicule? A cet égard les idées de mon savant Collègue ont subi plusieurs modifications. Il faut d'ailleurs reconnaître que FOL n'a jamais été très affirmatif sur ce point. Dans son premier mémoire (3, p. 284) FOL se borne à dire que la participation de la vésicule et surtout de la tache germinative à la formation des noyaux des cellules des follicules n'est pas complètement élucidée par ses recherches.

Dans sa note à l'Institut (2), le Professeur de Genève

Digitized by Google

devient plus affirmatif : « Le nucléole se trouve généralement dans le voisinage immédiat de ce petit diverticule et *semble céder* un petit fragment de sa substance « qui se placerait au fond de la cavité du diverticule. « Ensuite le nucléole se transporte dans une autre région « du noyau. Chez *Ascidia mammillata* le bourgeonnement « de l'enveloppe nucléaire a lieu simultanément en une « foule de points et il est *tout au moins admissible* que la « *substance de la tache germinative dispersée participe* à la « formation de ces bourgeons. »

Dans son dernier mémoire (4) mon savant collègue fait remarquer que chez *Ciona intestinalis* le fait du voisinage du nucléole et des noyaux folliculaires en voie de formation *n'est pas constant*, mais *est trop fréquent* pour n'avoir pas quelque raison d'être. Toutefois il avoue n'avoir pas de preuves positives et directes à donner pour démontrer que la substance de la tache germinative *cède réellement* une parcelle au jeune noyau. Néanmoins, il considère cette participation du nucléole comme possible et *même comme probable* en vertu de considérations dont la valeur me paraît très contestable, et que le lecteur trouvera à la page 133 du mémoire de Fol. Je n'ai ni le temps, ni l'espace nécessaires pour les discuter, et je reviendrai seulement un peu plus tard sur le second de ces considérants. Mais en attendant, je prends la liberté de faire remarquer encore ici qu'il me semble y avoir entre l'aveu sincère de l'absence de preuves et d'observation directe du phénomène, et la figure 1, pl. VII du mémoire (4) une véritable contradiction. Sur cette figure, en effet, l'évagination se continue clairement dans l'intérieur de la vésicule, jusqu'au nucléole et représente, par conséquent, une communication directe entre le contenu de l'évagination et la substance de ce dernier. Si l'observation est suffisamment rigoureuse, je comprends à peine les doutes

Digitized by Google

de Fol; si elle est douteuse, peut-être eût-il mieux valu ne la produire que quand d'autres faits seraient venus lui prêter leur appui, et leur confirmation.

Pour moi, jusqu'à plus ample démonstration, je considère cette tige de jonction entre le bourgeon et le nucléole comme résultant d'un phénomène de dispersion des rayons lumineux dont j'ai été souvent le témoin dans les cas analogues, mais contre lequel les variations de la mise au point permettent le plus souvent de se garder.

Je sais bien que Balbiani (6) a dernièrement représenté dans l'œuf des Géophiles des phénomènes de même ordre et plus accentués encore. Je n'ai encore réuni qu'une portion des matériaux qui me permettront de me rendre compte de ces résultats très surprenants et je garde le silence jusqu'à plus ample informé. Mais pour ce qui regarde les Araneïdes (7) qui appartiennent à un groupe voisin des Myriapodes, je déclare n'avoir rien observé de semblable et avoir toujours vu le noyau vitellin se former par différenciation dans le sein du vitellus, au voisinage de la vésicule germinative et sans participation directe des diverses parties de cette dernière. Quant aux Tuniciers et à *Ciona intestinalis* en particulier, je ne puis avoir aucun doute sur la non-participation directe du nucléole à la formation des corpuscules. Il subsiste toujours entre les corpuscules naissants et le nucléole la paroi à double contour de la vésicule, et aucune saillie, aucune protubérance de celle-ci ne se trouve en continuité immédiate avec le corpuscule. Je déclare tout au moins ne l'avoir *jamais* vu.

Je n'en reconnais pas moins ce qu'il y a de juste dans l'observation de Fol ; le nucléole est très souvent dans le voisinage des jeunes corpuscules; le fait est très fréquent en effet, mais Fol a raison d'ajouter qu'il n'est pas constant. Seulement mon éminent collègue se trompe

Digitized by Google

quand il avance que ce voisinage si fréquent est inexplicable en dehors de son hypothèse. J'en donnerai plus loin une explication qui n'exigera point l'admission de ce lien génétique entre le nucléole et le corpuscule que l'observation directe n'a pu encore démontrer. La discussion à laquelle je viens de me livrer de l'opinion de Fol sur l'origine et la nature des corpuscules vitellins, a suffisamment mis en lumière, je le pense, ce que je considère comme purement hypothétique dans ces conceptions quelque ingénieuses qu'elles soient.

Dans ses recherches, Fol paraît clairement s'être laissé dominer et diriger par la pensée que chacun des éléments de la cellule folliculaire, protoplasme, nucleus et nucléole, devait provenir directement de l'élément correspondant de l'ovule. Cette préoccupation se montre dès la première publication de l'auteur (3) et s'accentue nettement dans la dernière (4). Roule (5) a partagé évidemment la même préoccupation.

Une autre opinion qui est venue s'ajouter à cette première, c'est que la chromatine ne pouvait se trouver à l'état ordinaire que dans le noyau, et que celle que l'on observait au dehors dans le vitellus ne pouvait être qu'une portion de la première qui avait pénétré du noyau dans le vitellus.

Ce sont là des idées théoriques auxquelles les faits actuels me semblent donner un démenti.

Est-il vrai que la chromatine n'ait son siège normal que dans le noyau et que toute partie chromatinée trouvée dans le protoplasme doive provenir de portions échappées au noyau ? Je ne le pense pas et je ne suis pas seul à partager cette idée. Sait-on d'abord ce qu'est au fond la chromatine? Tout ce qu'on peut en dire, c'est qu'elle représente un état du protoplasme qui possède une affinité plus prononcée pour certaines substances colorantes,

Digitized by Google

et parfois aussi un peu plus de réfringence. Cette substance peut se présenter à l'état figuré, formant des grains, de petits amas, des réseaux ; mais elle peut aussi se trouver dans un état de division très prononcé, et atteindre même l'état diffus. Elle est probablement un élément d'assimilation ou de désassimilation, car elle se rencontre surtout dans les éléments cellulaires qui ont une grande activité nutritive.

Brass (8) considère la substance chromatique comme une matière nutritive déposée secondairement dans la cellule dans certaines circonstances, mais n'étant pas absolument nécessaire à la vie de celle-ci. D'après lui, elle joue dans la cellule le rôle que joue le chyle et le contenu de l'intestin dans un animal vertébré. Ni sa *quantité*, ni sa *qualité* ne sont constantes. Elle joue un rôle passif, servant à la vie, mais n'étant pas elle-même une partie à vie active. Le protoplasme incolore est le substratum de toutes les fonctions de la cellule, et il convient, d'après Brass, de lui attribuer plus d'importance qu'on ne l'a fait jusqu'à présent. Telles sont les idées de Brass, à l'appui desquelles il apporte des arguments sérieux.

Tout en accueillant avec une certaine réserve ces idées qui pourraient bien être vraies, on peut sans témérité considérer la chromatine comme le résultat d'une modification introduite dans la constitution de la cellule, et qui se trouve en relation avec l'activité nutritive des éléments de celle-ci. Il n'y aurait par conséquent rien d'étonnant à ce que dans certains cas la chromatine se rencontrât, se produisît en quantité notable non seulement dans le noyau, mais aussi dans le protoplasme cellulaire. Cette condition doit nécessairement se réaliser surtout dans les cellules où l'activité nutritive se manifeste comme très active.

C'est probablement à la présence dans le protoplasme

Digitized by Google

de certaines cellules de substance plus ou moins chromatinée qu'il faut rapporter les *réseaux intracellulaires* décrits par KLEIN (9) et dont les filaments se continuent avec les filaments du réseau intranucléaire.

Mais, s'il est un ordre d'éléments cellulaires où la chromatine doive se présenter abondamment dans toutes les parties de la cellule, ce sont les éléments embryonnaires en pleine activité de développement, et les éléments sexuels qui ont avec les premiers tant d'analogie, et qui sont dans tous les cas le siège de phénomènes d'activité nutritive intense.

Pour les éléments embryonnaires, HENNEGUY (10) a fait des observations dignes d'intérêt. « Lorsqu'on traite « par les réactifs colorants le germe segmenté de la « truite, au premier et au deuxième jour après la fécon- « dation on remarque que les cellules prennent une « *teinte uniforme et très foncée;* les éléments du noyau « sont à peine plus colorés que le protoplasma. Au fur « et à mesure que les cellules augmentent de nombre et « diminuent de volume, l'action des matières colorantes « se localise de plus en plus sur le noyau dont le réseau « seul finit par se colorer. Il me semble donc probable « que la substance chromatique (chromatine) de FLEM- « MING est *d'abord uniformément répandue dans le proto- « plasma cellulaire,* et qu'elle s'en *sépare petit à petit,* par « une sorte de cristallisation, pour former les *éléments « figurés des noyaux.* »

Pour ma part, non seulement je puis confirmer les observations d'HENNEGUY, mais j'ajouterai que dans l'étude que je poursuis depuis plusieurs années des éléments reproducteurs, j'ai été souvent frappé par la difficulté de bien délimiter par la coloration les noyaux dans les ovules mâles ou femelles pendant leur première période de grande activité, c'est-à-dire alors que vont

Digitized by Google

se produire les éliminations destinées à déterminer la sexualité de l'élément. J'ajoute même que dans certains cas la limite devient plus tranchée parce que l'aptitude à se colorer est plus grande et par suite la quantité de substance chromatinée plus considérable dans le vitellus que dans la vésicule germinative. C'est le cas notamment pour les jeunes œufs de *Ciona* que l'on a traités par les colorants nucléaires les plus prônés, et par les méthodes de décoloration les plus rigoureuses.

Il est donc fermement établi pour moi que les œufs jeunes de Tuniciers possèdent dans leur vitellus une quantité notable de substance chromatinée, quantité qui va en croissant de la périphérie au centre, et qui atteint par conséquent son maximum au voisinage de la vésicule germinative.

J'ai à peine besoin de faire observer que FLEMMING me paraît par conséquent avoir attribué à ce qu'il appelle la chromatine une importance exagérée et à la fois un caractère et un rôle trop spéciaux.

Si donc il y a normalement dans le vitellus de la substance chromatinée, est-il dès lors difficile de comprendre que cette *sorte de cristallisation* dont parle HENNEGUY, ou si l'on veut une concentration en grains qui se réunissent et se concentrent à leur tour, vienne former au voisinage de la vésicule germinative les noyaux des cellules folliculaires, comme elle a formé dans les cellules de segmentation de l'œuf, les éléments figurés des noyaux. Je ne vois pour ma part aucune objection sérieuse à faire à ces vues ; et je les adopte d'autant plus volontiers que les phénomènes observés par moi y trouvent l'interprétation à la fois la plus rationnelle et la plus simple.

Mais ces phénomènes de formation localisée par concentration révèlent des centres spéciaux d'attraction, placés au pourtour de la vésicule germinative, centres

Digitized by Google

qui peuvent bien exercer leur action non seulement sur les grains de chromatine du vitellus, mais aussi sur les éléments renfermés dans la cavité de la vésicule germinative. C'est à cette action qu'il convient, je crois, d'attribuer la présence si fréquente du nucléole, c'est-à-dire de la partie probablement la plus dense du contenu vésiculaire, au voisinage du point de formation d'un corpuscule intravitellin. Certaines formes orientées du réseau nucléaire (fig. 4, 5, 30), m'ont paru se rapporter à ce phénomène d'attraction, ainsi que l'aplatissement parfois marqué du nucléole contre la paroi nucléaire (fig. 19).

Il est d'ailleurs remarquable que même chez *Ciona*, dans les œufs où les noyaux folliculaires prennent simultanément naissance sur plusieurs points à la fois, le nucléole a le plus souvent une situation centrale (fig. 11, 12, 15, 27, 28, 29). Enfin dans d'autres cas le nucléole se trouve placé au voisinage d'un centre déjà ancien de formation (fig. 8, 24), tandis qu'il est éloigné d'un centre bien plus jeune, ce qui s'expliquerait difficilement dans l'hypothèse de Fol. Les fig. 8 et 24 sont au contraire favorables à la conception d'une attraction exercée sur le nucléole par le centre de formation le plus actif.

Une autre interprétation du phénomène est encore possible, et je me borne à l'indiquer ici. N'y aurait-il pas dans les relations du nucléole et du corpuscule vitellin quelque chose de tout à fait comparable à l'attraction qui porte l'un vers l'autre le pronucléus mâle (corpuscule éliminé) et le pronucléus femelle (portion de la vésicule germinative)? Ces deux éléments de sexualités contraires, s'éloigneraient par suite d'une séparation des deux polarités sexuelles opposées, en vertu d'un mécanisme dont nous ignorons la nature. Je suis très disposé à accepter ces vues qui se rattachent aux idées parti-

Digitized by Google

culières sur la sexualité que j'ai eu l'occasion de formuler (11) et que j'ai longuement développées dans un mémoire étendu qui est actuellement sous presse dans la Revue des sciences naturelles de Montpellier.

Il me reste bien peu de place à donner aux questions que je voudrais encore examiner. Je me bornerai à deux :

Les corpuscules intravitellins se multiplient-ils par division? Fol dit non, parce qu'il n'a pas vu des phénomènes kinétiques. Roule dit oui. Je partage cette dernière opinion. Il est vrai que les figures kinétiques m'ont fait défaut. Mais je suis obligé de reconnaître qu'il y a des divisions et des multiplications par division ; mais dans l'intérieur du vitellus, et avant que le corpuscule ait acquis la dignité de cellule. On peut se demander en effet si ces masses protoplasmiques homogènes volumineuses, plus volumineuses souvent que les futurs noyaux des cellules folliculaires, ont réellement besoin des phénomènes complexes de la karyokinèse pour se diviser.

En vertu des observations précédentes je maintiens mes conclusions antérieures, et je considère les cellules folliculaires comme de petites masses formées au sein du vitellus par voie de concentration, masses d'abord claires et homogènes et qui s'individualisent plus tard comme cellules. Elles se forment au voisinage de la vésicule germinative en dehors de toute participation directe et visible de celle-ci.

Des cellules du testa ou *globules celluloïdes.* — Sur ce sujet, l'opinion de Fol a été très-catégorique. Elle se résume ainsi : « Ce sont des différenciations de la *partie superficielle du vitellus, sans participatien aucune* de la vésicule germinative, et formées d'une substance dont la nature me paraît encore très douteuse » (4, p. 148).... Ce sont des globules homogènes qui prennent naissance *à peu*

Digitized by Google

près au milieu de l'épaisseur de la couche vitelline (2).... Elles n'ont rien de commun avec les cellules du follicule (3)..... Il n'y a pas le *moindre rapport* entre les éléments du follicule et ceux du testa larvaire, ni quant à l'époque de production, ni quant à la constitution histologique (4, p. 158).

Roule (5) pense au contraire que les globules du testa sont formés par le même processus que les cellules du follicule. La coque folliculaire une fois formée, la production des noyaux continue, quoique ralentie. « Ces éléments gardent toujours *le même aspect*, et constituent la couche du testa. » J'ai résumé mon opinion (1, p. 399) de la façon suivante : « Les cellules dites improprement du testa, ou cellules granuleuses, ont pour point de départ le vitellus de l'œuf, dont elles représentent un élément éliminé. Ce sont des *cellules encore imparfaites*, en voie de se constituer, mais entachées de décadence et de dégénérescence avant d'avoir atteint ce but : Ce sont des *globules celluloïdes* »..... « Il est probable (1, p. 397) qu'après l'organisation complète de la couche des cellules folliculaires, et pendant que les dépôts de vitellus nutritif se font dans le sein du protoplasma, la ségrégation de corpuscules intravitellins subit un temps de ralentissement, ou même d'arrêt, pour reprendre son activité un peu avant l'époque de la maturation de l'œuf. Cette nouvelle séparation de substance claire, granuleuse, *semble* se faire alors *plus près* de la surface. Mais *néanmoins*, il n'existe *probablement pas* une *différence radicale* entre ces deux ordres de production. — Les cellules folliculaires et les cellules granuleuses sont, les unes et les autres des *éléments éliminés* du sein du vitellus à des époques différentes de l'ovogénèse. »

On voit que l'opinion émise par moi a des points communs avec celles des deux zoologistes cités. Comme Fol

Digitized by Google

je pense que les globules du testa naissent dans le sein du vitellus sans participation de la vésicule germinative. Comme ROULE je pense qu'ils sont de même nature que les cellules folliculaires, et qu'ils n'en diffèrent que par l'époque d'apparition et par quelques modifications de structure. — Mais des recherches récentes me permettent de préciser mon opinion, et je puis établir aujourd'hui que les cellules granuleuses, se forment à la *même place* et de la *même manière* que les cellules du follicule et que si histologiquement elles en diffèrent à certains égards, elles présentent parfois des structures *remarquablement semblables* à celles des cellules du follicule.

Les conditions qui ont masqué aux observateurs la formation des cellules du testa sont les mêmes qui masquent la formation des cellules du follicule chez certains Tuniciers, et chez beaucoup d'autres animaux. C'est-à-dire la richesse du protoplasme en grains lécithiques et son opacité au moment de la formation des corpuscules. En outre la proportion de substance chromatinée contenue dans le vitellus à l'époque où se forment les cellules granuleuses étant relativement moindre que dans le jeune âge, les corpuscules intravitellins n'acquièrent pas ce degré de coloration et surtout de réfringence que l'on observe pour les corpuscules de l'œuf jeune. En outre l'activité condensatrice et éliminatrice de l'œuf paraît partiellement épuisée par la première élimination (cellules du follicule) qui s'est produite avec une grande activité, et les phénomènes d'individualisation des éléments et leur expulsion présentent des caractères de lenteur et d'infériorité marqués.

Ce sont là des conditions qui suffisent à expliquer bien des phénomènes obscurs, et les caractères peu tranchés parfois des globules celluloïdes.

Néanmoins j'ai pu me rendre un compte exact de leur

Digitized by Google

point et de leur mode de formation. Les coupes minces d'ovaires fixés, durcis, et colorés par les méthodes les plus sûres et les plus électives (carmin aluné, carmin borate avec décoloration par la méthode de GRENACHER, éosine, safranine avec décoloration par l'alcool absolu) m'ont donné à cet égard des résultats positifs.

Chez *Ciona* on aperçoit sur des œufs chez lesquels la couche folliculaire est complète depuis quelques temps déjà, et ayant atteint sur les coupes un diamètre à peu près égal à celui des œufs où la couche du testa est déjà formée, on aperçoit, dis-je, au voisinage de la vésicule germinative et en dehors de sa paroi, des agglomérations ayant des formes d'abord irrégulières et une étendue variable (fig. 34, 35, 36), ou bien des globules plus ou moins volumineux, de structure granuleuse à peine plus colorés que le vitellus environnant, et que l'on ne distingue qu'avec une très grande attention, car leur pouvoir réfringent est identique à celui du vitellus. D'abord rares, ils deviennent ensuite plus nombreux (fig. 37) et se remarquent à des distances différentes de la vésicule, les uns centraux étant en voie de formation, les autres se portant vers l'extérieur. Ces corpuscules n'aquièrent la coloration jaune qu'en arrivant à la surface du vitellus, et je ferai remarquer que la coloration jaune d'abord, diffuse dans le vitellus lui-même, ne se condense et ne se concrète qu'ultérieurement dans les cellules du testa. C'est ce que l'on voit bien dans les œufs observés vivants.

Chez *Diazona violacea* on observe des phénomènes remarquables, rendus plus évidents par une condensation plus accentuée de la chromatine. Mêmes phénomènes centraux qu'aux *Ciona* (fig. 39*a*); mais les corpuscules en voie de formation au voisinage de la vésicule présentent des grains chromatinés qui se colorent bien et se groupent généralement au centre du corpuscule.

Digitized by Google

Ces corpuscules se portent vers la périphérie et viennent s'aplatir contre la face profonde de la couche folliculaire. Puis ils semblent grandir en acquérant une masse albumineuse claire, hyaline, réfringente, ne se colorant pas et renfermant quelques fines granulations colorées. Plus tard on distingue dans le corpuscule, au sein du protoplasme, un petit noyau assez bien circonscrit, massif, au centre duquel se distingue bien un petit nucléole très réfringent et très coloré. Ce grain nucléolaire fait parfois son apparition, alors que les corpuscules sont encore centraux. Dans un stade plus avancé la substance hyaline se réunit en gros globules (fig. 40), dans l'intervalle desquels se rangent en traînées les grains chromatinés autrefois irrégulièrement disséminés. Plus tard les globules hyalins se subdivisent, et les traînées de grains chromatinés se multiplient (fig. 41, 42). Elles partent généralement d'un point central renfermant un grain chromatiné plus gros, peut-être le nucléole.

Il y a parfois deux de ces grains (fig. 43). Enfin dans un stade plus avancé les globules hyalins incolores grossissent, les grains chromatinés se disséminent, et s'atrophient : leur coloration diminue beaucoup et les cellules du testa ont acquis une forme spumeuse tout à fait comparable à celle des cellules folliculaires de *Ciona intestinalis*, de *Phallusia cristata*, *Ph. mamillata*, etc.

Fol (4) a décrit chez *Molgula impura* des cellules du testa assez semblables à celles de *Diazona*. Il y a reconnu un noyau assez petit, mais vésiculeux, et retenant bien les colorations nucléaires. Il a vu quelques-uns de ces globules *renfoncés assez profondément* dans le vitellus ; mais n'en ayant pas rencontré qui fussent en contact avec la vésicule germinative, il n'a pu se prononcer sur leur lieu d'origine, pas plus que sur les premières phases de leur formation. Mais, d'après Fol, la structure suffit à elle

Digitized by Google

seule à établir une *différence profonde* entre ces globules et ceux du testa larvaire des *Ciona;* et il lui semble que l'on a à faire ici à une formation *sui generis*, qui tient *le milieu* entre les cellules du follicule et les globules granuleux des ascidies proprement dites.

Cette dernière appréciation de Fol me paraît tout à fait inacceptable, et je vais dire ce qu'il faut penser du cas de *Diazona* en particulier.

Les cellules du testa de *Diazona* offrent une identité remarquable avec les cellules du follicule de *Ciona intestinalis*, de *Phallusia mamillata*, de *Phallusia cristata*. Il y a identité d'origine au sein du vitellus dans le voisinage de la vésicule germinative, identité de structure puisque les éléments qui caractérisent la cellule (noyau, nucléole), se distinguent dans les deux cas, identité enfin de transformations ultérieures puisque dans les deux cas aussi il y a transformation spumeuse ou réticulée avec pénétration de la substance du noyau dans la trâme même du réseau[1] (fig. 42, 43, 44, 45). Mais d'autre part on ne peut douter que ces cellules spumeuses de *Diazona* soient *réellement* des cellules du testa. La couche folliculaire est complète quand elles font leur apparition; et cette apparition est tardive et voisine de l'époque de la maturation de l'œuf.

Les cellules spumeuses de *Diazona* sont donc réellement des cellules du testa, mais présentant des particularités remarquables, en ce sens que leur structure cellulaire n'est pas douteuse et que leur identité avec certaines cellules folliculaires ne l'est pas moins quant à l'origine et à la structure. L'époque seule de la formation est différente.

[1] J'appelle l'attention sur cette particularité qui n'a pas été remarquée, et qui est cependant très réelle.

Digitized by Google

La conclusion à tirer de ces faits me paraît s'imposer. Mais elle n'est point telle que le pense Fol. Il n'y a aucune nécessité à faire de ces cellules du testa de *Diazona* (qui sont si semblables à celles du *Molgula impura*) à en faire, dis-je, une formation *sui generis*. Ce sont bien des cellules du testa, nous démontrant d'une manière remarquable que les cellules du testa sont de vrais éléments cellulaires, plus ou moins caractérisés, plus ou moins imparfaits, et ayant même origine et même nature que les cellules du follicule.

Les cellules du testa de *Ciona intestinalis*, de *Phallusia mamillata* et de beaucoup de Molgulides permettent d'ailleurs de reconnaître à l'aide des colorants nucléaires une accumulation centrale de grains plus ou moins chromatinés qui semblent révéler une tendance à l'individualisation d'un noyau. A cet égard elles correspondent à la première phase des cellules du testa de *Diazona*.

Je maintiens donc sur les cellules du testa ou globules celluloïdes, l'appréciation que j'ai précédemment émise (1) et que j'ai rapportée dans ce mémoire. C'est dire que je ne puis souscrire à la proposition de Fol (4, p. 144), que la *genèse de ces deux éléments* (cellules du follicule et cellules du testa) présente *des différences profondes*.

Je ne veux pas terminer sans relever l'opinion émise par Roule (5) que les cellules du testa, arrivées sous le follicule, gardent *toujours le même aspect*. Nous venons de voir le contraire.

Je n'ai pas vu également sans surprise que Roule refuse aux Molgulides la formation d'une couche du testa : « La production des noyaux est arrêtée en général, lorsque l'enveloppe folliculaire est complète. » Ou bien Roule n'a pas vu la couche que Fol a décrite et que j'ai plusieurs fois observée moi-même, ou bien il l'a attribuée à l'enveloppe folliculaire parce qu'elle lui ressem-

Digitized by Google

blait. Mais l'époque tardive de sa formation ne permet pas d'accueillir une appréciation aussi contraire à tout ce que l'on sait de l'œuf des Tuniciers.

Pour ne pas abuser d'une hospitalité dont je reconnais toute la valeur, je limite là l'étendue de ce mémoire, en émettant le désir qu'il contribue à jeter quelque lumière sur les points délicats que j'ai été conduit à étudier.

23 février 1884.

(Remis à la rédaction le 6 avril 1884).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

(1) A. Sabatier. Recherches sur l'œuf des Ascidiens (*Revue des Sciences naturelles de Montpellier*. 3me série, t. II, n° 3, 1883).

(2) H. Fol. Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, 28 mai 1883).

(3) H. Fol. Sur la formation des œufs chez les Ascidies (*Journal de Micrographie*. Novembre 1877).

(4) H. Fol. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciens (*Recueil zoologique suisse*, t. I, n° 1, 1883).

(5) Roule, L. La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallussiades (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, 7 avril 1883).

(6) Balbiani, G. Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles (*Zoolog. Anzeiger*, 1883, 10 et 24 décembre).

(7) Sabatier, A. Sur le noyau vitellin des Aranéides (*Comptes rendus Acad. des sciences*, 31 décembre 1883).

(8) Brass, A. Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle (*Zool. Anzeiger*, 24 décembre 1883).

(9) Klein, E. Observations on the structure of Cells and Nuclei. (*Quart Journal of Microsc. science*, 1878).

(10) Henneguy, F. Note sur la division cellulaire ou cytodierèse (*Assocation franç. pour l'avancement des sciences*. Congrès de la Rochelle, 1883).

Digitized by Google

(11) Sabatier, A. Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris*, 18 juin 1883).

(12) Flemming, W. Zellsubstanz, Kern and Zelltheilung.

Digitized by Google

SUR UN

PARASITE DE LA PAROI INTESTINALE DU CHEVAL

PAR

le Dr MAX FLESCH [1]

Avec la planche XXIV

Dans la paroi de l'intestin d'un cheval sacrifié pour des études anatomiques se trouvait, en nombre considérable, un parasite microscopique, sur lequel j'ai déjà publié ailleurs une petite communication [2]. Quoique les recherches soient loin d'être terminées, elles ont, depuis cette publication faite au mois d'avril 1883, donné tant de détails intéressants que la question mérite d'être exposée dès à présent, et cela d'autant plus que les études approfondies auxquelles j'ai engagé M. Schätzel, étudiant en médecine, et dont il s'occupe en ce moment, ne pourront être terminées d'assez longtemps. Cé que je regrette dans le mémoire qui va suivre, c'est l'insuffisance des indications bibliographiques. D'une part la difficulté de

[1] Traduit des *Berner Mittheilungen*. 1884.

[2] Ueber ein Sporozoon beim Pferde. *Zool. Anzeiger*, 1883, n° 144.

Digitized by Google

se procurer des ouvrages, dans notre Université qui n'a pas de bibliothèque un peu considérable, d'autre part les occupations officielles multiples dont je suis surchargé, me serviront peut-être d'excuse. En dehors des travaux de LEUCKART [1], BRAUN [2], VAN BENEDEN [3], BUTSCHLI [4] et autres je me suis vu forcé malgré moi de me contenter des recueils périodiques qui me sont accessibles.

Dans la première communication, j'ai proposé pour notre parasite le nom de *Globidium Leuckarti* que je conserve. Il semble être localisé dans la portion examinée de l'intestin grêle; cependant une délimination précise de la région qu'il habite ne fut pas possible, parce que nous ne possédions qu'un morceau de la paroi intestinale, coupé pour l'usage des manipulations microscopiques.

Le siège spécial du parasite est le tissu conjonctif de soutien des villosités intestinales. Sa présence peut occasionner des inflammations de l'organe, qui sont cependant loin d'être aussi régulières ou aussi intenses que dans d'autres invasions semblables, par exemple celle de la Trichine.

Il sera utile de dire quelques mots sur la structure de la région examinée de la paroi intestinale, en réservant toutefois la description détaillée pour les recherches de M. Schätzel. Nous trouvons dans la paroi de l'intestin du cheval la même disposition des couches que chez l'homme. La couche musculeuse est très épaisse conformément à la grandeur de l'animal. Dans la muqueuse même, on observe une puissante couche musculaire pro-

[1] *Die Parasiten des Menschen.* Vol. I, 2me éd., 1879. Vol. II, 1re éd., 1876.

[2] *Die Parasitenkunde.* Würzburg, Stuber, 1883.

[3] *Die Schmarotzer des Thierreichs.* Leipzig, 1876.

[4] BRONN's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs.* 2me éd. vol. I, *Protozoaires.*

Digitized by Google

pre de la muqueuse qui souvent montre avec évidence une couche de fibres longitudinales et une autre de fibres annulaires; elle est suivie de la couche glandulaire qui porte les villosités. Le tissu conjonctif qui forme la base des villosités est très riche en phagocytes (Mastzellen). ELLENBERGER [1] a donné, de ces éléments dans le cœcum du cheval, une description complète qui est pleinement applicable à nos préparations. Les glandes de Lieberkühn présentent une différence frappante entre le fond sécréteur et la partie conductrice du tube glandulaire qui est quelquefois bifurqué en deux culs-de-sac. Entre les glandes il ne reste que peu de place pour le tissu conjonctif; elles sont serrées, suivant l'état de contraction de l'intestin, perpendiculaires à la surface, ou bien appliquées horizontalement contre la couche musculaire propre de la muqueuse. Les villosités ne sont pas simplement coniques; on y distingue plutôt une partie basilaire épaisse, cylindrique et un cône apical allongé, grêle, dont la coupe offre souvent, et peut-être constamment, un contour elliptique. Çà et là le cône apical se divise en deux parties vers le sommet (Comp. fig. I *c*). Il ne contient qu'une conche très mince de tissu conjonctif, de sorte que sur une coupe dans le plan du petit diamètre du cône on n'en voit qu'une bandelette presque linéaire. En conséquence, de cette singulière forme aplatie au cône apical, les villosités présentent un aspect très différent, selon que nous le voyons dans la préparation par le côté court ou par le côté long. Dans le premier cas (voyez fig. I *a*) le cône apical s'élève en forme de tétine sur le cylindre basilaire, celui-ci se rétrécissant brusquement; dans l'autre cas

[1] Die physiologische Bedeutung des Blinddarmes der Pferde. ROLOFF'S *Archiv für wissenschaftliche und praktische Thierarzneikunde*. Vol. V, p. 399. Quant aux phagocytes, voyez p. 422-424.

Digitized by Google

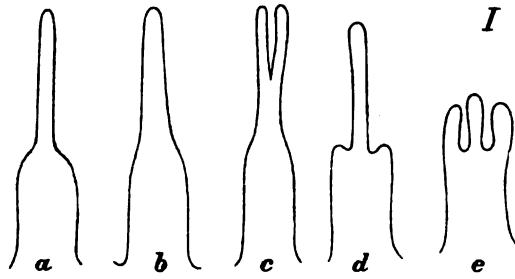


Fig. I.

(fig. I *b*) la villosité ressemble à un cône allongé, sur lequel un léger amincissement indique la limite entre les deux parties. Le cylindre basilaire est riche en fibres musculaires lisses dont on voit aussi des traînées immédiatement au-dessous de l'épithélium. Sur les coupes on les voit passer comme des guirlaudes d'une villosité à l'autre et se terminer à la base du cône apical. C'est à ces fibres surtout que nous devons attribuer certaines images représentées schématiquement dans la fig. I (*d*, *e*); le cône apical rentre dans une poche et si la coupe en a enlevé une portion, on croirait voir des villosités trifides. L'axe du cylindre basilaire est occupé par des vaisseaux lymphatiques, entourés d'un tissu conjonctif riche en cellules. Dans quelques coupes des villosités, ces lymphatiques présentaient des élargissements en forme de kystes, nettement limités et contenant une matière granuleuse (de la lymphe coagulée). Au commencement de mes recherches, l'aspect trompeur de ces préparations a failli conduire à des erreurs à cause de la ressemblance de ces formations avec certaines phases du développement de notre parasite. L'épithélium des villosités n'offre rien de particulier. En traitant le tissu tout frais avec de l'alcool absolu, j'ai réussi à décomposer le bord hyalin, bien connu, des cellules en une garniture de petits fila-

Digitized by Google

ments minces; mes observations sur le cheval sont parfaitement d'accord avec celles de VON BRUNN [1]. Les « cellules cupuliformes » sont nombreuses, et celles d'une certaine taille inspirèrent plus d'une fois l'idée de Coccidies enfermées dans les cellules, chose importante pour la connaissance de l'origine encore obscure de notre parasite. Mais l'erreur fut évitée par un examen plus attentif et surtout par la coloration caractéristique du violet de gentiane (d'après la méthode de HERMANN). Souvent on trouve dans l'épithélium des cellules migratrices qui ont également été dessinées par ELLENBERGER [2] en ce qui concerne le cœcum du cheval. Jamais je n'en ai trouvé qui émigrassent par le bord hyalin; il n'y avait aucun motif de penser à autre chose qu'à des cellules migratrices, à des larves d'Entozoaires par exemple.

Le parasite qui nous occupe ne s'est trouvé, jusqu'ici, que dans cette partie des villosités que nous avons décrite sous le nom de cylindre basilaire. Il s'y trouve presque toujours immédiatement au-dessous de l'épithélium, quelquefois plus près de l'axe, tantôt dans le voisinage du cône apical, tantôt près du pied de la villosité. Dans quelques cas exceptionnels, un échantillon se trouva logé au-dessous des villosités, dans la muqueuse, tout près de l'épithélium; un seul fut découvert à une profondeur plus grande, probablement dans un vaisseau lymphatique. Le plus souvent, le parasite se présente sous forme d'un corps sphérique ou ellipsoïde, nettement limité par sa capsule. A plusieurs reprises j'en ai trouvé deux, et même dans une préparation jusqu'à trois exemplaires dans la même villosité. Selon le dia-

[1] *Rapport sur la 55me réunion des naturalistes et médecins allemands à Eisenach*, p. 240.

[2] *Loco citato*, vol. V, pl. v, fig. 3.

Digitized by Google

mètre de la villosité d'une part et la dimension du kyste de l'autre, le parasite, refoulant le tissu conjonctif, occupe une partie seulement ou toute la largeur de la coupe de l'organe. Des échantillons de grosse taille causent des renflements bombés du cylindre basilaire et produisent en même temps un aplatissement de l'épithélium à l'endroit où ils sont situés. Le tissu conjonctif montre souvent un amoncellement notable de petites cellules autour de la capsule du corps étranger; elles forment quelquefois une zone limitante distincte (Pl. XXIV, fig. 10); dans d'autres cas, au contraire, toute réaction inflammatoire semble être absente. — Les recherches s'étant bornées à des coupes, il ne fut pas possible de déterminer le nombre des parasites contenus dans une longueur donnée de la muqueuse de l'intestin. Les résultats fournis par des séries de coupes sont souvent incertains, parce que les petits exemplaires seuls sont assez minces pour n'occuper que l'épaisseur d'une coupe à peu près, tandis que les plus grands se continuent par plusieurs coupes, et sont difficiles à y poursuivre; il est plus fatigant que je ne croyais, de retrouver dans une suite de préparations les coupes de certaines villosités isolées. Assurément le parasite est bien plus fréquent que je ne croyais pouvoir l'admettre lors de ma première publication. Depuis que je me sers des inclusions à la celloïdine qui empêchent les coupes de se perdre, c'est une exception si je ne trouve pas un exemplaire dans chacune d'elles; la plupart en renferment trois, quatre et même davantage [1].

[1] La portion de l'intestin qui a servi pour les recherches a été prise sur l'animal tout chaud, pendant que le tube digestif était encore en mouvement. Durcie six semaines de suite dans la liqueur de Muller, elle fut lavée, traitée par l'alcool, etc. Des coupes du tissu non coloré furent soumises à l'action du picrocarmin, du carmin au borax ou à l'alun de Grenacher, de l'hématoxyline, du

Digitized by Google

Dans la préparation, le parasite affecte diverses formes. Le plus souvent il se présente comme une capsule ellipsoïde ou sphérique, à contours bien accusés, et remplie de nombreuses sphères très réfringentes. Dans la majorité des cas, sa paroi est creusée d'une cavité spéciale, fusiforme ou sémilunaire, complètement remplie par un corps granuleux; une cloison mince sépare ce dernier des sphères luisantes sus-indiquées. Cette masse granuleuse est caractérisée par la manière dont elle se comporte vis-à-vis des matières colorantes; je l'appellerai « corps accessoire [1]. » La substance de la capsule est transparente et incolore. Le contour extérieur est quelquefois inégal, ondulé. Fréquemment un prolongement conique, de 12 μ et davantage de longueur, fait saillie sur une partie quelconque de la surface, exactement comme le crochet des capsules ovifères de certains Helminthes [2].

violet de gentiane et d'autres matières colorantes; quelquefois j'ai teint des morceaux entiers de la paroi de l'intestin (par le carmin au borax). Les carmins combinés de Grenacher m'ont toujours fourni de très bons résultats, et je les estime un de nos réactifs les plus précieux — contrairement aux observations de Gierke (*Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie*, vol. I, fascicule 1er). Le traitement préalable avec la liqueur de Muller n'a jamais entravé la coloration. Toute réaction nuisible semble être évitée si, avant de transporter dans l'alcool la préparation sortant du bichromate de potasse, on la lave soigneusement, jusqu'à ce que l'eau dans laquelle la pièce a séjourné 24 heures ne présente plus trace de coloration jaune. En prenant cette mesure de précaution, le traitement des nerfs avec la fuchsine, suivant la méthode de Weigert, m'a également donné d'assez bons résultats, même sur des objets qui avaient séjourné dans l'alcool pendant des années. Pour inclure les préparations je me sers d'une solution de celloïdine à raison d'une tablette de la préparation de Schering sur 300cc d'éther et d'alcool absolu.

[1] Peut-être pourrait-on lui appliquer le terme de « nucléus de reliquat, » mais je ne veux pas donner un nom, déjà en usage, à une chose, avant que son identité ne soit bien établie.

[2] Voyez la fig. de l'œuf de *Tænia marginata;* Leuckart, *l. c.*, fig. 172.

Digitized by Google

On n'observe point de rapport constant entre cet appendice et la position du corps accessoire, et je n'ai pas pu constater, s'il occupe une direction déterminée par rapport à la surface de la villosité. Le contour intérieur de la capsule est une ligne simple qui ne suit point les ondulations de la limite extérieure; en outre les deux contours ne sont pas tout à fait concentriques, puisqu'en un certain point la capsule s'épaissit notablement pour recevoir le corps accessoire. L'épaisseur de la capsule varie de 4 à 10 μ. Il serait possible que ces différences eussent été augmentées par les variations de la distance focale et les différentes directions des coupes. Ni le carmin, ni l'hématoxyline ne colorent la capsule et la réaction de l'iode est également sans effet. C'est un beau spectacle que d'observer la capsule dans la lumière polarisée; l'image n'est pas toujours également bonne et paraît en outre varier suivant l'état de développement du kyste: à travers les prismes croisés, on voit quatre aires opaques alternant avec autant de champs éclairés dont la limite interne offre le maximum de lumière. Comme il a été dit, le contenu des capsules est formé principalement par des globules très réfringents, de grandeur variable, entre lesquels on aperçoit des traces d'une substance finement granuleuse. Les plus grandes sphères dont le diamètre a été évalué à 13, rarement à 14 et 15 μ, semblent occuper une position pariétale; leur couleur est d'un jaune pâle sur des préparations non teintées; les petites sont incolores. Traitées par l'iode, les sphères prennent une couleur plus foncée que le parties environnantes; la double réfraction n'a pas encore été observée jusqu'ici. La réaction du carmin au borax de GRENACHER [1] est surtout

[1] GRENACHER, H. Einige Notizen zur Tinctionstechnik, besonders zur Kernfärbung. *Archiv de Waldeyer*, vol. 16, p. 463.

Digitized by Google

caractéristique pour les sphères : il leur donne une couleur rouge foncée bien plus intense qu'à tout le reste de la préparation. D'autres carmins ne les colorent presque pas; par le carmin à l'alun elles prennent une faible nuance de violet, toujours très inférieure en intensité à celle des noyaux; mais il faut tenir compte de ce fait qu'aucune autre couleur n'agit aussi longtemps sur les préparations que celle dont il est question. Le corps accessoire, comparable par sa position au reste du vitellus des œufs de Tænia, est une substance quelque peu grossièrement granuleuse et qui se colore assez vivement par le carmin et par l'hématoxyline. A cet égard il se comporte presque comme les noyaux cellulaires; cependant après traitement avec le violet de gentiane, il n'était que faiblement imbibé ou tout à fait incolore sur quelques préparations faites par M. Roux, cand. vet., chez lesquelles les noyaux s'étaient parfaitement colorés par la méthode de Hermann. Selon la position du parasite dans les coupes, le corps accessoire se présentait comme un fuseau ou un croissant mince, ou bien comme un disque aplati. Ce dernier cas n'a été vu que très exceptionnellement, soit à cause d'un jeu de hasard, soit que l'intensité de la réfraction de la lumière dans les sphères empêchât la projection du corps de se produire. Apparemment, le corps accessoire n'est pas orienté dans une position déterminée, celle par exemple qui le placerait sur le côté de la capsule qui est tourné vers l'épithélium. Ajoutons enfin quelques chiffres. Le corps elliptique du parasite a une longueur d'environ 80 μ sur 70 de largeur. (Sur des exemplaires coupés dans une direction telle que le corps accessoire était visible, j'ai trouvé les proportions suivantes de longueur et largeur : 64 : 60, 80 : 68, 81 : 67, 92 : 71 μ; quand il n'était pas visible : 61 : 57, 75 : 67, 77 : 71, 80 : 76 μ.) Pour le corps accessoire j'ai trouvé

Digitized by Google

entre autres les mesures que voici : 26 : 10, 45 : 5, 41 : 17 μ.

Une seconde forme du parasite (Pl. XXIV, fig. 3) qui se rattache à celle qui vient d'être décrite ne paraît pas en différer essentiellement quant aux dimensions, si du moins les quelques mesures prises permettent de tirer une conclusion. La capsule et le corps accessoire sont les mêmes, mais les sphères réfringentes dans l'intérieur sont exclusivement pariétales ; elles bordent un espace central rempli d'une masse protoplasmique très uniformément granuleuse et qui s'est montrée indifférente pour les matières colorantes employées jusqu'ici. Dans les cas où le petit organisme est complètement intact et bien conservé, il est probablement difficile de distinguer laquelle des deux formes on a sous la main. Il est également indécis s'il s'agit d'une phase antérieure ou postérieure à la forme décrite plus haut.

Je dois dire la même chose d'une troisième forme qui jusqu'ici ne s'est trouvée que dans quelques rares exemplaires. Le kyste renferme dans sa cavité intérieure une capsule pyriforme qui en imposerait presque pour une « gastrula ; » mais sa paroi est une couche simple formée d'une substance identique à celle des sphères brillantes, comme le prouve son éminent pouvoir de réfraction et sa réaction pour le carmin au borax. Le pôle aminci de cette vésicule interne présente un orifice de 2,5 μ de diamètre, semblable à un micropyle, et qui donne dans la cavité de la grande capsule externe dont le tout est enveloppé. A l'extrémité arrondie, sa substance renferme quelquefois un petit corps fusiforme finement granuleux (Pl. XXIV, fig. 4). Le contenu est une masse protoplasmique, inattaquable par les matières colorantes et dans laquelle un corpuscule pareil à un nucléole frappe la vue. Si le parasite occupe dans la préparation une position

Digitized by Google

telle que la vésicule pyriforme présente son extrémité arrondie, on croit voir dans la capsule simplement une de ces sphères brillantes de taille très considérable. Avant d'avoir réussi à expliquer ces images, j'étais tenté de supposer que les globes réfringents, dans les kystes de la première des trois formes décrites, naissaient par segmentation d'une seule sphère plus grande. D'après les rares mesures que j'ai faites, les dimensions moyennes de cette troisième forme seraient un peu plus considérables que celles des deux autres (Voici les longueurs et les largeurs des 3 exemplaires: 96 : 64, 89 : 89, 90 : 70 μ). De ces chiffres, on pourrait peut-être conclure que la modification en question de notre parasite représente une phase de développement postérieure aux deux autres, caractérisée par la fusion des sphères refringentes en une seule vésicule pyriforme interne. Les mensurations de cette « gastrula » ont donné des longueurs de 64, 64, 77, et des largeurs correspondantes de 47, 41, 57 μ; les distances des deux pôles étaient de 55, 59, 72 μ, sur des diamètres transversaux de 33, 26, 38 μ. La cavité de la capsule n'est pas toujours remplie complètement par la vésicule pyriforme ; il reste entre les deux un espace libre dans lequel nos méthodes sont incapables de démontrer un contenu sur des objets durcis; il est à supposer qu'il était rempli d'un liquide, puisque la perte d'éléments solides quels qu'ils soient n'est guère probable. Dans l'échantillon représenté (Pl. XXIV, fig. 4), le corps accessoire et sa cloison limitante font saillie dans cet espace libre, ce qui peut du reste n'être qu'une exception, de même que la présence, dans la paroi capsulaire, d'un corpuscule elliptique (fig. 4), à côté du corps accessoire. Malheureusement je n'ai pas pu trouver des passages certains de cette forme aux deux précédentes.

Dans les phases suivantes du développement, l'on ne

Digitized by Google

trouve ni les sphères brillantes ni rien d'analogue. La forme du parasite est moins régulière. Sa dimension plus considérable augmente les difficultés de l'analyse, parce qu'on ne peut l'étudier ni en entier sur des coupes, ni isolément, à cause de sa petitesse encore trop grande. Le même individu s'étend maintenant sur une épaisseur de plusieurs coupes dont parfois une seule peut nous renseigner sur des détails tels que la disposition du corps accessoire. La forme du parasite, d'abord sphérique ou ellipsoïde, est défigurée par des protubérances locales de la capsule, par des épaississements bosselés, ou par une croissance unilatérale, d'où résultent des formes allongées ; ou bien encore par un étranglement entre le corps accessoire et le contenu proprement dit du kyste, ce qui conduit à des formes rappelant des Grégarines polycystiques. La taille du parasite s'accroît rapidement ; les mesures d'un exemplaire dont la coupe ne montrait pas le corps accessoire, m'ont donné une longueur de 157, une largeur de 146 μ ; sur un autre dont le corps accessoire était visible, les dimensions respectives étaient de 169 et de 129 μ max., tandis que le diamètre transversal passant par le corps accessoire ne comptait que 79 μ. L'épaisseur de la capsule présente alors de grandes différences (de 4 à 14 μ), indépendantes des renflements causés par le corps accessoire ; à côté des bosses il y a des portions minces qui donnent à penser que la capsule va crever. Dans la lumière polarisée ce ne sont que les parties épaisses qui montrent encore des traces de la figure décrite plus haut, ainsi par exemple, l'échantillon dessiné fig. 6 en présente juste la moitié.

Aux phases dont nous avons parlé jusqu'à présent, succède en première ligne celle que représente la fig. 5. La capsule entoure deux chambres séparées par une cloison mince. La plus petite est posée sur l'autre comme

Digitized by Google

un casque et renferme la masse grumeleuse du corps accessoire, facilement reconnaissable à sa faculté de coloration ; la plus grande est remplie d'une matière granuleuse, incolore et difficile à teindre, après laquelle apparaissent d'autres aires arrondies, plus petites, moins distinctement granuleuses ou presque homogènes. De telles formes peuvent atteindre le double de la longueur de l'individu représenté dans la fig. 5, tout en conservant une épaisseur à peu près constante.

La fig. 6 nous montre un état plus avancé. Dans la plus grande des deux divisions de la capsule, les aires vacuoliformes ont augmenté de nombre et de dimensions. Le contenu de cette partie rappelle maintenant un de ces réseaux de trafnées protoplasmiques interrompues et séparées par de nombreuses vacuoles, comme nous en voyons dans des cellules végétales. Le protoplasma ne présente qu'une très faible coloration sur des préparations au carmin, les granulations sont moins uniformes et en certains endroits plus grossières qu'auparavant. Ces différences ressortent davantage avec le progrès du développement. Les espaces vacuolaires sont alors spacieux et plus nettement limités ; de petites vacuoles adhèrent comme des excroissances à des vacuoles plus grandes. Dans quelques échantillons de plus grande taille, le contour de ces champs clairs présente une striation radiaire extrêmement fine, mais très distincte et qui rappelle les impressions qu'on éprouve en observant des coupes transversales de couches musculaires chez les animaux inférieurs. Cependant la délicatesse extrême de cette striation, qui n'est clairement visible qu'à l'aide des plus forts grossissements, et l'impossibilité de trouver des lignes correspondant au parcours longitudinal de fibres s'opposent à un tel rapprochement. Ce n'est toutefois pas dans toutes ces préparations que les espaces sont

Digitized by Google

limités par un contour aussi tranché. Entre les éléments granuleux du prostoplasma se trouvent quelquefois des lignes courtes, disposées sans ordre et qui semblent presque des baguettes dispersées dans la matière granuleuse. Mais les plus puissantes lentilles dont je disposais, (Seibert XII, immersion homogène, et VII, immersion à eau) ne purent me procurer la certitude que ce fussent des particules individualisées — peut-être des germes.

Toutes les indications données jusqu'à présent sont fondées de tous points sur plusieurs préparations s'accordant entre elles; j'y ajoute quelques observations isolées ou même uniques. La fusion des espaces vacuolaires peut être si complète qu'il en résulte une seule grande cavité avec de larges diverticules, à côté de laquelle des vésicules plus petites qui peuvent encore exister isolément disparaissent pour ainsi dire. La présence des prétendues baguettes parsemées dans le protoplasme était accompagnée d'autres apparences de petites lignes qui semblaient être dues à des phénomènes de réfraction de la lumière dans une partie de la périphérie de certaines masses sphériques ou ellipsoïdales à contours bien accusés. Il est bon d'user de la plus grande circonspection avant de se prononcer sur la nature de ces images qu'on serait disposé à rapporter à des phénomènes de multiplication. Je dois renoncer à toute tentative d'explication vu la rareté des préparations. Dans un échantillon surtout (Pl. XXIV, fig. 8), la division en corps de l'apparence de cellules était particulièrement net; le contenu de la capsule s'était retiré de la paroi, peut-être par suite d'une contraction produite par le durcissement, et quelques-unes des « cellules » étaient restées collées contre cette paroi. La même pièce présentait une autre particuliarité: on ne voyait point de corps accessoire dans la préparation qui, malheureusement, ne fait pas partie

Digitized by Google

d'une suite de coupes ; par contre on trouve sur un point épaissi de la capsule une niche elliptique, renfermant quelques grains d'une matière non teintée, grumeleuse, et communiquant avec l'extérieur par un petit pore semblable à un micropyle. Dans cette région épaissie la substance de la capsule présente une striation très délicate, parallèle en général à la surface. Cela éveillait l'idée d'un corps accessoire quittant la capsule. D'autres circonstances semblent également indiquer sa destruction dans des phases plus avancées du développement. Sans tenir compte du fait que dans quelques exemplaires (fig. 7) la séparation du corps accessoire du reste de la masse s'accentue par une cloison traversant la capsule, je n'insisterai que sur les épaississements isolés en forme de bosse du kyste. Au-dessous de l'éminence se trouve un corpuscule plat, ressemblant à un noyau et entouré d'une couche striée de la capsule, pareille à l'une des parties mentionnées plus haut. S'agirait-il dans ce cas du remplissage lent de l'espace occupé auparavant par le corps accessoire qui manque dans cette préparation ? Difficiles à expliquer sont enfin des formes comme la fig. 12 en représente une. Dans une lacune (peut-être artificielle ?) du sommet d'une villosité on voit, dans une enveloppe mince, une masse granuleuse qui se rapproche plutôt du corps accessoire que du contenu protoplasmique d'autres échantillons, quoique sa coloration soit plus faible que celle du corps accessoire traité de la même manière. Est-ce là un état plus jeune du parasite ? Quelque favorable que je fusse d'abord à cette hypothèse, des doutes se sont élevés depuis que j'ai trouvé des corps accessoires irrécusables d'une grandeur analogue (fig. 7) et j'ai dû penser qu'un d'eux avait pu être isolé par la coupe.

La nature parasitaire des choses décrites ne peut guère se mettre en doute ; on peut également tenir

Digitized by Google

pour certain que les diverses formes vont ensemble et que ce sont les phases du développement d'un seul et même organisme. Le corps étranger est en quantité énorme dans la partie examinée de l'intestin; malheureusement il était impossible de déterminer sur quelle étendue du tube digestif l'invasion du parasite se propageait, puisque nous n'avions à notre disposition qu'un morceau de 10cm environ. Mais dans le cas même où elle fut limitée à un espace restreint, une réaction relativement peu intense des tissus atteints (qui se manifeste en effet par la faible régénération inflammatoire) peut seule expliquer, les symptômes maladifs, dus immédiatement au parasite, s'ils ont jamais existé. L'observation de cas analogues nous renseignera peut-être à ce sujet. En tout cas il est remarquable que la majorité des préparations examinées se répartit sur des états de développement distants les uns des autres. Les deux premières et la cinquième forme l'emportent par le nombre sur la quatrième qui est assez rare (la place que doit occuper la troisième modification, également peu commune, ne peut pas être indiquée avec la précision nécessaire). Ces faits s'expliquent peut-être par une invasion réitérée et alors il faudrait supposer que les phases intermédiaires passent très vite. Dans ce cas la faiblesse de la réaction inflammatoire malgré la croissance rapide du parasite dans un temps restreint ne serait plus surprenante. Il est du reste peu probable que l'invasion se fasse sous une des formes observées jusqu'à présent, soit qu'on la suppose venue de l'intérieur du tube digestif, soit d'un autre organe (voyez plus loin). Le plus petit corps partant du tube digestif ne pourrait guère arriver en position sans causer des lésions notables, et il n'est pas plus admissible qu'il ait pu être amené par des vaisseaux sanguins ou lymphatiques, sans provoquer des troubles de la circulation.

Digitized by Google

Les recherches anatomiques seules ne nous apprendront guère par quel chemin l'invasion s'est effectuée. Il a été dit plus haut que le parasite est localisé presque absolument sur cette partie des villosités intestinales que nous avons appelée cylindre basilaire. Une seule préparation sur plusieurs centaines, m'a présenté un individu logé dans le tissu conjonctif sous-muqueux, apparemment dans un vaisseau lymphatique [1] ; chose curieuse, il présentait la phase fig. 4, assez rarement observée.

Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, deux voies s'ouvrent à nous pour expliquer la singulière localisation du parasite : il peut avoir pénétré dans le lieu qu'il habite par le tube digestif, ou bien, partant d'autres régions du corps, il y est arrivé par un chemin qui devait le conduire jusque dans ces parties voisines du revêtement de l'intestin. L'un et l'autre processus ne sont pas sans analogies. L'immigration du côté des voies digestives est connue pour la trichine, pour des larves de tænia et d'autres. Contre une pareille supposition l'on pourrait faire remarquer que dans aucun des autres organes examinés du même cheval [2] on n'a trouvé un seul parasite égaré. Il importe peu qu'on n'ait jamais surpris un individu en train de traverser l'épithélium, ou qu'on n'ait pas découvert de traces d'une telle migration ; nous avons insisté

[1] Mon collègue, M. le docteur Guillebeau, professeur, auquel j'ai montré les expansions cystiques des vaisseaux lymphatiques axiles dans les villosités, mentionnées dans l'introduction, crut pouvoir les rapporter à des obstructions de ces tubes minces par des échantillons du parasite entraînés par le courant. Cette découverte, quoique isolée, mérite quelque attention.

[2] Ont été examinés l'estomac, le duodénum, les glandes parotides et submaxillaires, le foie, le pancréas, des tendons et le ligament de la nuque. De très nombreuses coupes ont été faites dans deux séances d'exercices microscopiques, par des étudiants qui s'occupent d'études spéciales.

Digitized by Google

sur le peu de probabilité que l'organisme étranger ait accompli son voyage dans un des états qui nous sont connus, d'où il résulte qu'un certain temps devrait s'être écoulé depuis le moment de l'invasion. En outre il est permis de rappeler que pour d'autres Entozoaires, chez lesquels ce mode de pénétration est hors de doute, l'on n'a pourtant point encore réussi à surprendre des individus en chemin [1], pas plus, qu'à ma connaissance, aucun des auteurs (ZAWARYKINE, WIEDERSHEIM, STŒHR et autres) qui s'occupent de l'intéressante question du rapport entre les migrations des corpuscules blancs du sang dans l'épithélium intestinal et la résorption de la graisse, n'a réussi à observer le passage des cellules sanguines à travers les parois des vaisseaux (si tant est qu'il ait lieu).

L'immigration du parasite d'autres régions du corps par l'intermédiaire du courant sanguin trouverait, justement chez le cheval, une analogie dans le développement du *Sclerostomum armatum* (*Strongylus armatus*). Comme on le sait, ces vers séjournent pendant l'état larvaire dans les couches de fibrine [2] qui couvrent les anévrismes de la paroi interne des artères abdominales. Après avoir atteint une certaine phase, où les produits génitaux mûrs leur manquent encore, ils abandonnent leur demeure fixe, tombent dans la cavité de l'artère et sont entraînés par le courant circulatoire, libres ou adhérents à des caillots. On doit penser qu'ils arrivent ainsi dans les branches périphériques des artères viscérales, d'où ils continuent leur chemin en perforant la paroi intestinale [3]. Il y a également des objections à faire à cette hypothèse dans

[1] Voyez BRAUN, l. c. p. 95.

[2] Voy. LEUCKART, l. c. I, p. 98, 99; II, p. 137, 402, 444; de plus BOLLINGER: Die Kolik der Pferde und das Wurm-Aneurysma der Eingeweide-Arterien. Munich, Oldenbourg, édit. 1870, p. 20 et suiv.

[3] LEUCKART, l. c. I, 99.

Digitized by Google

son application à notre parasite ; nous n'avons point trouvé l'organisme parent ; il est vrai que nous ne l'avons pas cherché, puisque le parasite ne fut reconnu que des mois après la mort de son hôte. Nous n'avons pas réussi non plus jusqu'ici à démontrer que les vaisseaux sanguins fussent le siège du corps étranger. Pour le moment il paraît donc impossible de déterminer la voie de l'immigration.

Des difficultés encore plus sérieuses nous attendent si nous essayons de classer le parasite dans le système zoologique. Il se présente deux possibilités : ou bien il s'agit d'une phase de la génération alternante d'un organisme plus élevé ; ce seraient alors des états de développement de l'œuf ou de la larve d'un ver, ou bien un représentant de la série des Protozoaires, un Sporozoaire.

Considérant le premier des deux cas, nous avons à examiner, s'il peut être question de quelqu'un des parasites connus du cheval. Voici le tableau dressé par Linstow [1], auquel j'ajoute (avec le signe *) ce que j'ai pu trouver ailleurs dans la bibliographie.

Nématodes

Ascaris megalocephala.
Oxyuris curvula.
Oxyuris mastigodes.
* *Oxyuris vivipara* [2].

[1] Compendium d'Helminthologie. Hanovre 1876, p. 56, 57.

[2] Voy. L.-H.-J. Hurtrel, *Dictionnaire de Médecine*, etc., vétérinaire. Ed. refond. par A. Zundel, vol. II, 1re partie, Paris 1874, p. 134. — « Ce ver, trouvé par Probstmayer dans le cœcum du cheval ne diffère du précédent » (*Oxyuris curvula*) « qu'en ce qu'il est vivipare. » Je ne puis décider s'il est identique avec *O. mastigodes* de Nitzsch (Zeitschr. f. d. gesammt. Naturwissenschaften, 1866, XXVIII, p. 270). Celle-ci se distingue d'*O. curvula* par la taille

Digitized by Google

* *? Dracunculus medinensis* [1].

Spiroptera megastoma (*Filaria megastoma*).

* *Spiroptera acuta* (*œsophagea* [2]).

Spiroptera circinnata (*Onchocerca reticulata*).

Piguris reticulata.

Filaria papillosa.

Filaria lacrymalis.

* *Hæmatozoon* (*Filaria* [3] *?*).

Sclerostomum armatum (*Scl. equinum, Strongylus armatus*).

Sclerostomum tetracanthum (*Strongylus tetracanthus* [4]).

Strongylus micrurus.

Eustrongylus gigas.

? Nematoideum Equi caballi DIESING. *Systema Helminth.* II, p. 332, dans la paroi du colon.

? Nematoideum Equi caballi PESCHEL, DIESING, *Syst. Helm.* II, p. 332. Paroi des veines.

plus considérable et par le groupement des œufs en amas rayonnants de 5 à 8 pièces.

[1] *Dict. de méd.*, etc., vétérinaire, p. 130. « Si nous avons parlé de ce parasite ici, ce n'est pas tant parce que DOERSSEL l'a observé également sur le chien, mais bien parce que ERCOLANI et après lui RIVOLTA ont attribué à des embryons de ce Nématode, le premier une éruption dartreuse du cheval, le second une éruption du même genre chez le chien. »

[2] MULLER, Œsterr. Vierteljahrsschr. f. wiss. Veterinärkunde, vol. XXXI, p. 128.

[3] Observé par WEDL, Contributions à l'hist. des Hœmatozoaires, Vienne 1849; cité d'après LEISERING : Ueber Hœmatozoen der Haussäugethiere. *Archiv. de Virchow*, vol. XXXIII, p. 111. WEDL ne dit pas s'il s'agit d'embryons d'un Helminthe, ou bien d'une forme spéciale.

[4] « *Trichonema arcuata.* » COBBOLD, dans la paroi du gros intestin du cheval, est peut-être de ce même groupe. Observations on new parasites from the horses. The Veterinarian, a monthly jour. of veter. sc. ed. by SYMONS. Vol. XL, p. 81. Je n'ai pas pu me procurer l'original, je le cite seulement d'après le rapport annuel de VIRCHOW-HIRSCH.

Digitized by Google

TRÉMATODES

* *Amphistoma Collinsi* [1].
* *Gastrodiscus polymastos* (*Diplostomum ægyptiacum* [2]).
Distomum hepaticum.

CESTODES

Tænia plicata.
Tænia perfoliata.
Tænia mamillana.
Cœnurus cerebralis.
Cysticercus fistularis.

Une partie seulement des parasites émunérés dans cette liste peut se rapporter à notre question ; beaucoup d'entre eux peuvent être exclus de prime abord. C'est le cas avant tout des Cestodes auxquels on a dû penser en première ligne, d'abord parce que l'un d'entre eux (*Tænia perfoliata*) se trouve en quantités énormes (jusqu'à 400) dans le tube digestif du cheval et surtout aussi dans les kystes de la paroi qui communiquent avec le canal

[1] Cité d'après HELLER, Die Schmarotzer, mit besonderer Berücksichtigung der für den Menschen wichtigen. Munich et Leipzig. Oldenbourg, édit. 1880. Récemment découvert aux Indes, vit par milliers dans le gros intestin.

[2] Cité d'après KRABBE, Untersuchungen über das Vorkommen von Eingeweidewürmern im Darmkanal des Pferdes. BOLLINGER et FRANK, *deutsche Zeitschr. f. Thiermedicin und vergl. Pathol.* vol. VI, p. 118. SONSINO, The Veterinarian, etc. 1877, p. 49 et 121, en a trouvé, chez deux chevaux sur 15, une fois 6 exemplaires dans l'intestin grêle, dans un autre cas environ 100 échantillons dans le gros intestin. La dénomination de *Diplostomum ægyptiacum* date de COBBOLD. Une description complète a été donnée par CHARLES DE LEJTENY, sous les auspices de LEUCKART. Uber den Bau des Gastrodiscus polymastos. Abh. der Senkenberg. Naturf. Gesellsch. à Francfort s./M. vol. XII, p. A.

Digitized by Google

de l'intestin, ensuite à cause de la présence de *Tænia mamillana* chez le cheval en question. Il s'y trouvait 12 exemplaires de ce délicat petit parasite (BLUMBERG [1] en a vu jusqu'à 100 dans le même hôte). Ce qui parle contre un enchaînement de notre parasite dans l'évolution de *Tænia mamillana*, ce n'est pas tant le fait que son développement devrait alors s'accomplir, sans que la larve passât par un hôte intermédiaire [2], que surtout l'absence des crochets

[1] Une contribution à l'anatomie des *Tænia plicata*, *T. perfoliata* *T. mamillana*. GERLACH, *Archiv für wiss. und pract. Thierheilkunde*, rédigée par MULLER et SCHUTZ, vol. III, Berlin, 1877, p. 33. La distribution des trois Tænia, ainsi que le nombre des individus trouvés simultanément de chaque espèce, sont sujets à des variations locales.

[2] Rien n'est encore connu du développement de *Tænia mamillana;* d'après ce que je vois dans la bibliographie, c'est le cas aussi de la plupart, si non de tous les Ténias (non pas des Cysticerques), des animaux domestiques herbivores; dans le mémoire sur les Helminthes cité à plusieurs reprises du *Dict. de méd.*, je retrouve constamment cette indication. MÉGNIN (Nouvelles observations sur le développement et les métamorphoses des Ténias des Mammifères, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, tome XX; cité d'après le *Rapport annuel de la soc. des sc. med.* de VIRCHOW-HIRSCH) prétend que pour les Ténias des herbivores le développement sans changement d'hôte est impossible, assertion qui, pour le moment, ne trouvera guère de partisans. — D'après un passage du *Dict. de méd. vét.*, p. 131, VAN BENEDEN aurait regardé le *Cysticercus fistularis* du cheval comme étant la larve de *Tænia perfoliata;* d'autres auraient admis la même possibilité pour *Tænia plicata* (Les deux sont souvent confondus). Quoique tout ceci, d'après ce que nous avons dit, ne nous concerne pas en cet endroit, il n'en est pas moins vrai que la question des hôtes intermédiaires respectifs, éventuellement celle du développement de leurs « oncosphères » (BRAUN) est un important sujet de recherches. Qu'il me soit permis de dire encore qu'avant de connaître le « *Globidium*, » l'absence des œufs dans les articles terminaux de *T. mamillana* me suggéra la question de savoir si les proglottides les premiers formés restaient pour toujours asexuels, comme chez *T. perfoliata*, ou bien si les œufs n'étaient pas évacués avant l'expulsion des anneaux. Je regrette que l'abondance d'autres travaux m'ait empêché de poursuivre cette question si simple et si facile à résoudre.

Digitized by Google

embryonnaires dans les capsules constatée sur des centaines de préparations. Ce fait reconnu nous dispense de discuter toutes les autres questions qui s'en suivent, quant à l'hypothèse d'une connexion des deux êtres, telles que la pénétration des œufs ou des larves dans la paroi intestinale, ou la signification des phases si particulières de ce développement.

Passons aux Trématodes qui ont été rencontrés chez le cheval. Nous aurons sans doute à répondre dans un sens négatif à la question de leurs rapports possibles avec notre parasite. On connaît exactement les œufs de *Distomum hepaticum* [1]. L'absence d'un couvercle sur nos capsules et surtout la petite dimension des jeunes phases, qui seules entrent en considération, comparées au volume considérable de ces œufs suffisent à écarter tout rapprochement entre les deux animaux. De plus, les nouvelles recherches de LEUCKART [2] ont jeté un jour suffisant pour prévenir toute spéculation qui ferait de notre parasite une forme larvaire de la douve du foie. Les deux autres Trématodes du cheval (*Amphistoma Collinsii* et *Gastrodiscus polymastos*) [3] n'ont pas été observés jusqu'ici en Europe; nous ne nous y arrêterons pas. On ne pourrait donc penser qu'aux œufs d'un Distome qui serait encore inconnu chez le cheval, supposition peu probable [4].

[1] LEUCKART, *Parasiten*, etc., fig. 90 *f*.

[2] Voy. *Zool. Anzeiger*, IV, p. 641. *Archiv für Naturgeschichte*, XXXVIIIme année, vol. I, p. 80. *Zool. Anzeiger*, V, p. 524.

[3] Au sujet du *Gasterodiscus polymastos*, LEUCKART, voy. LEJTENYI KAROLYI, *Abhdl. der Senkbg. Naturf. Ges. de Francfort s. l. M.*, vol. XII.

[4] Si l'on voulait décider la question uniquement par l'observation directe du parasite, on devrait penser plutôt à des œufs de Distomes, qu'à des Cestodes quelconques. Parmi les œufs d'Helminthes qui me sont connus d'après des figures, ce sont ceux d'un Distome qui ressemblent le plus à notre parasite. (Ceux de *D. cygnoides*, fig. par VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et

Digitized by Google

A en juger d'après les auteurs qui me sont accessibles, la critique des Nématodes du cheval rencontre des obstacles sérieux, parce que nous ne possédons de notions positives sur les premières phases du développement que d'une partie seulement de ces animaux. Or c'est précisément dans la classe des Nématodes que l'on connaît plusieurs exemples d'une évolution accomplie dans la paroi de l'intestin. Ainsi DRECHSLER [1] nous apprend l'existence, dans le tube digestif du bœuf, de nombreux boutons tuberculeux, dont les uns sont à peine visibles à l'œil nu, les autres, grands comme des petits pois et qui contiennent un petit Nématode. GRAFF, qui a déterminé ce parasite comme un état de jeunesse d'un Nématode, ne put en identifier l'espèce. DIESING [2] cite un Nématode trouvé

la signification de l'œuf, basées sur l'étude de son mode de formation et des premiers phénomènes embryonnaires; *Mémoires couronnés de l'Acad. R. de Belgique*, vol. XXXIV, pl. II, fig. 27). Quant à l'existence d'œufs de Distomes dans la paroi intestinale, on a observé un cas d'une invasion en masse dans le colon; voy. ZAUGAROL; lésion du gros intestin et des voies urinaires, déterminées par le *Distoma hæmatobium. Gaz. hebd. de méd. et de chir.*, 1882, n° 22; cité dans *Rapport annuel* de Virchow-Hirsch.

[1] DRECHSLER, G. Sur un nouveau parasite dans la muqueuse de l'intestin du bœuf, complété par GRAFF et BOLLINGER. *Deutsche Zeitschr. f. Thiermed. und vergl. Pathol.*, vol. II, p. 355. Autre description et figures du même parasite données par SAATZE (Die Wurmtuberkeln im submucösen Bindegewebe des Dünndarms des Rindes und die Intussusception des letztern. *Arch. f. wiss. und pract. Thierheilkunde*, vol. III, Berlin, 1877, p. 195). L'important de ce mémoire c'est la preuve, que la propagation du parasite suit les vaisseaux sanguins. SAATZE suppose que l'habitat primitif du Nématode est un grand canal sanguin et que la pénétration dans le tube digestif a pour but l'émigration, comme on l'admet pour le *Sclerostomum armatum*.

[2] Syst. Helm; Vindobon, 1850/51; cité d'après LINSTOW, *Compendium der Helminthologie*, Hanover, 1878, p. 57. Les renseignements manquent également dans la révision de la collection de DIESING faite par DRASCHE et publiée, après l'œuvre de LINSTOW, dans les *Verhandl. der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, vol. XXXII, Vienne, 1883.

Digitized by Google

dans la paroi du gros intestin du cheval, mais on ignore également l'espèce à laquelle il appartient. Ce qui doit nous intéresser avant tout, ce sont certaines indications sur le développement des deux espèces de *Sclerostomum*, qu'on trouve dans l'intestin du cheval, parce qu'elles ont en effet quelque analogie avec mes observations. Il y a longtemps que COLLIN [1] a fait connaître que les femelles du *Sclerostomum armatum* enfoncent leurs œufs dans la muqueuse de l'intestin; plus tard, LEUCKART [2] a montré que les parasites enkystés dans ce tissu n'appartiennent pas au cycle du développement du *Scl. armatum*, mais bien à celui du *Scl. tetracanthum*. Il croit que celui-ci débute par une existence libre en forme de Rhabditis, qu'il arrive avec l'eau dans le tube digestif du cheval, qu'il s'enkyste dans la paroi pour atteindre la forme définitive. Les plus petites de ces capsules vermineuses examinées par LEUCKART mesuraient $0^{mm},3$ de diamètre, c'est-à-dire presque le double de celles que nous avons trouvées; le ver qui y est contenu, long de 1^{mm} à peu près, ne se distinguait des exemplaires plus avancés, longs de $1^{mm},5$ et plus, que par l'absence d'un calice oral.

En examinant les Nématodes énumérés dans le tableau au point de vue de la possibilité d'un rapport génétique avec notre parasite, nous pouvons exclure, dès le début, ceux qui sont vivipares (*Filaria papillosa* [3]) — *F. lacrymalis* ne compte pas, peut-être est-il identique avec le précédent. — *Spiroptera circinnata* [4], *Oxyuris vivipara* [5], ensuite

[1] *Mémoires sur le développement et les migrations des Sclérostomes*. Paris, 1864; cité d'après LEUCKART, II, p. 136.

[2] *Die menschlichen Parasiten*, II, p. 402, 444 et suivantes.

[3] *Dict. de méd. vétér.* (HURTREL-D'ARBOVAL-ZUNDEL). Vol. II, 1re partie, Paris 1875, p. 131.

[4] Voy. ZURN, Zur Helminthologie, *Wochenschr. f. Thierheilkunde und Viehzucht*. 15me année, 1871, n° 9, p. 65.

[5] *Dict. de méd. vétér.*, vol. II, 1re partie, p. 134.

Digitized by Google

ceux dont les œufs renferment déjà avant la ponte un embryon vermiforme (*Spiroptera scutata*[1]), et probablement aussi *Oxyuris curvula*[2], par analogie avec d'autres Oxyurides. Sur les œufs des deux autres espèces de *Spiroptera* — *Sp. megastoma* qui vit par paquets dans la paroi de l'estomac et *Sp. microstoma* qu'on trouve libre dans le même organe, — je ne connais qu'une seule indication due à DAVAINE et relative à la première de ces deux espèces[3]; je crois donc pouvoir passer également sous silence ces deux formes, me fondant sur l'assertion de cet auteur et sur l'analogie avec d'autres espèces du même genre, tout en reconnaissant que la preuve n'est pas rigoureuse. Quant à l'espèce rapportée sous le nom de *Piguris reticulata*, je ne puis rien trouver à son sujet, le travail original de SCHLATTHAUBER[4] n'étant pas à ma disposition dans ce moment; le nom même de l'animal n'a été rencontré que chez LINSTOW. L'endroit qu'il habite (cœcum) ne se rapporte pas à notre parasite et par une raison analogue l'on peut faire abstraction des *Eustrongylus* (reins) et *Strongylus micrurus* (bronches). Pour l'*Ascaris megalocephala*, on admet un mode d'évolution semblable à celui de l'Ascaride de l'homme[5]; il faudrait donc l'abandonner également, bien que certaines phases[6] des œufs ne se dis-

[1] Voy. MULLER, *Spiroptera scutata œsophagea bovis*. Oesterr. *Vierteljahrsschrift f. wissenschaftl. Veterinärkunde*, vol. XXXI, 1869, p. 127.

[2] Je n'ai pas trouvé d'indications positives; d'après LEUCKART il doit exister « quelques espèces qui déposent leurs œufs avant le commencement de l'évolution embryonnaire » (Parasites, II, p. 325).

[3] DAVAINE, C. Traité des Entozoaires et des maladies vermineuses de l'homme et des animaux domestiques. Paris, 1860, p. LXVII. « Œuf oblong, presque linéaire, sans enveloppe visible, devenant un embryon replié en demi. »

[4] Bericht d. Göttinger Naturf-Versamml. 1859, p. 128.

[5] Voy. *Dict. de méd. vét.* vol. II, 1re partie, p. 127.

[6] Voy. MEISSNER Beobachtungen über das Eindringen der

Digitized by Google

tinguent de notre fig. 3 que par leur dimension (90 à 100 μ [1]) et par l'absence du corps accessoire qui manque du reste fréquemment à notre parasite. Il ne reste donc plus que les deux espèces de *Sclerostomum*. C'est l'existence de l'une des deux (*Scl. tetracanthum*) dans des kystes de la paroi intestinale qui nous a entraînés à cette discussion un peu longue des Entozoaires du cheval. En effet la connaissance que nous avons du développement des deux espèces semble contredire la possibilité d'un rapport avec notre parasite (Cette connaissance est basée sur les communications de LEUCKART, dont nous avons donné un aperçu plus haut). Cependant, si je comprends bien l'exposé de LEUCKART, il y a encore quelques lacunes dans l'histoire des deux espèces. A ce que je vois, l'on n'a observé directement ni la sortie du *Scl. armatum* des vaisseaux sanguins et son entrée dans le tube digestif, ni l'immigration du jeune *Scl. tetracanthum* dans la paroi intestinale. Les premiers pas du développement dans l'œuf n'ont pas été vus non plus. L'on pourrait donc toujours se poser la question de savoir s'il n'est pas possible que des œufs de l'un de ces animaux arrivassent dans la paroi intestinale soit par immigration spontanée, soit par l'action du courant sanguin. Les objections à faire à cette manière de voir seraient : la forme des œufs de *Scl. armatum* [2] et la position des kystes du *Scl. tetracanthum* (Colon).

Samenelemente in der Dotter, n° 1. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* vol. VI, pl. VI, fig. 7, b. Malheureusement je n'ai pas trouvé le temps de reprendre moi-même l'examen de ces œufs.

[1] Voy. DAVAINE, Traité des Entozoaires, p. LXX.

[2] Suivant GURLT (*Manuel der path. Anat. der Haussäugethiere*, 1re partie, p. 355), ils sont elliptiques et présentent un étranglement au milieu. DAVAINE a évalué leur longueur à 90 μ (*Traité des Entozoaires*, p. LXXVII). M. le professeur Studer m'a montré la forme étranglée à côté d'œufs elliptiques d'un même Sclerostonum non encore décrit. La coque est tellement mince qu'elle ne doit pas

Digitized by Google

Examinons maintenant si notre parasite doit être regardé comme un Sporozoaire.

La revue des Nématodes, Cestodes et Trématodes n'a fourni aucun résultat positif. J'ai pourtant cru devoir en faire part en entier lors de ma première communication, après avoir placé le parasite parmi les Protozoaires. Cette opinion se basait uniquement sur l'aspect du kyste vu au microscope, mais j'avais aussi pour moi le jugement de spécialistes compétents. Les recherches n'ont fourni aucun fait décisif pour prouver l'inexactitude de cette manière de voir, mais elles n'ont également rien apporté qui pût lui donner une base morphologique solide. La solution ne serait possible que par l'observation de phases caractéristiques et de la suite du développement, c'est-à-dire de la transformation du contenu des capsules en spores ou en formes embryonnaires. Bien que les corps s'agrandissent à tel point que le contenu fasse dilater les capsules presque à les faire éclater, nous ne trouvons point de délimitation indubitable de spores. Les traces d'une différenciation de la masse en cellules (Pl. XXIV, fig. 8) ne représente absolument rien qui nous rappelle les formes connues des

empêcher des changements de forme actifs ou passifs. Les œufs de *Scl. tetracanthum* sont elliptiques; en tout cas on s'adresserait plutôt à cette forme qu'à l'autre, son habitat ne s'y oppose pas. Outre le colon on indique aussi le duodénum comme résidence du *Scl. tetracanthum*, de sorte qu'il n'y a rien d'extraordinaire de trouver par hasard un exemplaire dans l'intestin grêle. Si l'échantillon dessiné fig. 12 n'est pas un corps accessoire isolé, on pourrait parfaitement le prendre pour un œuf récemment immigré de *Sclerostomum*; mais l'origine de l'épaisse capsule du corps accessoire, etc., resteraient en question. Dans le duodénum d'un cheval atteint de *Scl. armatum*, j'ai trouvé moi-même de petits boutons longs de $0^{mm},2$, à contenu informe, mais je n'ai pu en donner une explication suffisante. Enfin l'on ne doit pas négliger les œufs rudimentaires de *Scl. armatum* vivant dans des anévrysmes (Davaine, l. c. p. LXXVIII).

Digitized by Google

spores. La seule observation microscopique nous conduit à des images qui s'accordent en général bien avec d'autres figures de la classe des Protozoaires; en particulier la forme analogue à une « gastrula » que représente la fig. 4 (Pl. XXIV) trouve facilement sa place par la comparaison avec des Coccidies, tandis qu'il est certainement très difficile de lui en assigner une dans le cycle évolutif des Helminthes. Mon idée est qu'il se formerait une seconde coque à micropyle en dedans de la paroi du premier kyste [1]. Mais il est malheureusement impossible de mettre cette phase en harmonie avec les transformations ultérieures. La coquille interne disparaît plus tard avec le gonflement du parasite; sa destinée est donc tout aussi obscure que son origine. On ne peut nier la ressemblance des formes représentées sur les fig. 5 et 6 avec des Grégarines polycystiques, mais on ne sait à quoi comparer, dans les Grégarines correspondantes, la striation radiaire à la périphérie des cavités (voy. fig. 7).

Nous devons donc laisser notre description sans la conclusion que nous poursuivons; il est impossible d'assigner une place à ce parasite dans la série animale. Quelque grande que soit la ressemblance extérieure avec les Sporozoaires connus, nous ne saurions perdre de vue les différences essentielles que l'analyse nous a montrées. Les capsules sont relativement grandes; leur position dans le tissu conjonctif ne s'accorde ni avec la station ni avec le développement intra-cellulaire ou intra-épithélial des autres parasites des mammifères reconnus comme des Sporozoaires. Le rôle du corps accessoire est obscur; les observations qui tendent à indiquer son élimination sont tout à fait inexpliquées et mériteraient bien d'être poursuivies. Les sphères brillantes méritent aussi un examen renou-

[1] Leuckart, Parasiten I, 2me éd. p. 265.

Digitized by Google

velé. Sont-elles voisines des corpuscules amylacés de certaines Grégarines ? Quelques expériences faites par M. Schätzel parlent contre cette identification. Après le traitement par l'iode, l'acide sulfurique n'a pas changé la couleur brune des sphères en un rouge orangé ou en bleu violacé (Kloss [1]). Ou bien, si, contrairement à la première supposition, il s'agissait des œufs d'un helminthe, leur matière est-elle du vitellus secondaire [2] ou du deutoplasme? (dans le nouveau sens donné au mot par Ludwig [3] et non pas dans celui de van Beneden [4]). Quel est leur rapport avec l'enveloppe (fig. 4) formée d'une substance de composition chimique analogue, probablement identique? La coque doit être soumise aussi à d'autres analyses chimiques; mes essais sont restés sans résultat; peut-être n'avais-je pas suffisamment dégagé les préparations de la celloïdine adhérente. Pour trancher la question zoologique, il importe de savoir si la membrane se dissout dans l'acide acétique comme Kölliker [5] et Schneider [6] l'ont démontré pour l'enveloppe des Grégarines. Des recherches ultérieures compléteront les indications que nous ne faisons qu'esquisser. Notre premier soin sera de chercher sur de nouvelles préparations les rapports entre les

[1] Cité d'après Bütschli ; Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs. Vol. I, 2me éd., p. 517.

[2] Von Kölliker; Entwicklungsgeschichte, 2me éd., p. 48 et suiv.

[3] Ludwig; Ueber die Eibildung im Thierreich; concours couronné, Würzburg 1874, p. 196.

[4] Van Beneden; Recherches sur la composition de l'œuf, etc. Mém. couronnés, publ. par l'Acad. R. de Belgique, tome XXXIV, 1870, p. 233.

[5] Kölliker, Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere, I, über die Gattung Gregarina. *Zeitschr. für wissensch. Zool.* Vol. I, p. 1 à 37 (cité d'après Bütschli).

[6] Schneider, Aimé. Contributions à l'hist. des Grégarines et invertébrés de Paris et Roscoff. *Archives de zool. exp.* IV, p. 149 et suiv. (cité d'après Bütschli).

Digitized by Google

différentes formes observées par nous, d'épier des phases intermédiaires et, si possible, des états embryonnaires plus jeunes ou plus avancés que les nôtres. Nous n'abandonnons pas l'espoir de trouver la suite de l'évolution, même à défaut d'un matériel frais, puisque depuis ma première publication, les coupes nous ont montré tant de choses nouvelles. Il nous reste encore de quoi faire d'autres préparations. Tant que les recherches n'auront pas démontré que notre parasite appartient à un aninal connu, je crois pouvoir lui conserver le nom de *Globidium Leuckarti* que j'ai proposé en commençant.

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR

L'ORGANE CENTRAL[1] & LE SYSTÈME VASCULAIRE

DES

VÉLELLES[2]

PAR

MAURICE BEDOT
Docteur ès sciences.

Avec les planches XXV et XXVI

Grâce à l'obligeance de M. le prof. Fol, qui a mis à ma disposition un riche matériel de Rataires et de Vélelles à tous les stades de développement (*Velella Spirans*) provenant de Villefranche, j'ai pu élucider quelques points relatifs à l'histologie et au développement de ces animaux. Je me suis attaché principalement à l'étude de l'organe central et du développement du système vasculaire. Cependant, avant d'entrer dans les détails de mes recherches, je dois dire quelques mots sur les Rataires en général.

Les animaux auxquels ESCHSCHOLTZ (1) donna le nom

[1] Je désigne sous le nom d'*organe central* ce que les auteurs appellent en général le *foie*. On verra plus loin les motifs pour lesquels j'ai changé ce nom.

[2] Le présent travail est extrait avec quelques développements d'un mémoire qui a obtenu le Prix Davy en janvier de la présente année.

Digitized by Google

de *Rataires*, étaient déjà connus de FORSKAL (2) qui les regarda comme de jeunes *Holothuria Spirans*; c'est le nom qu'il donnait aux Vélelles. Eschscholtz en fit un genre particulier, qu'il plaça avec les Vélelles et les Porpites dans la famille des Velellidæ. DE BLAINVILLE (3) reprit l'idée de FORSKAL et considéra les Rataires comme de jeunes Vélelles non développées. Cette opinion prévalut jusqu'au moment où PAGENSTECHER (4) chercha à démontrer que les Rataires pourraient bien être de jeunes Porpites et non de jeunes Vélelles. Ce naturaliste s'appuie principalement sur le fait que la crête des Rataires semble diminuer plutôt qu'augmenter, pendant le développement de ces animaux, et qu'elle ne contient pas de plaque verticale chitineuse, comme les Vélelles. Cette manière de voir semble avoir rencontré un accueil favorable, car nous la retrouvons émise dans la dernière édition du Traité de Zoologie de CLAUS (5). Voici comment s'exprime cet auteur, auquel on doit de magnifiques travaux sur les Siphonophores : « Les *Rataria* munies d'un pneumatophore « discoïde, d'un polype central et de bourgeons périphé- « riques à la face inférieure, sont des formes jeunes de « Vélelles. Elles appartiennent peut-être exclusivement au « genre *Porpita*, car l'appendice vertical en forme de voile « s'atrophie de plus en plus, avec les progrès de l'âge, et « le pneumatophore montre aussi, dans sa configuration, « une grande ressemblance avec celui des animaux ap- « partenant à ce genre. » — Cette conjecture, cependant, ne s'est pas justifiée.

CHUN (6), dans un article sur le système nerveux des Siphonophores, décrit avec raison les Rataires comme étant des larves de Vélelles. Il observa un fait important, et qui donne la solution du problème, c'est que la crête des Rataires correspond non pas à la crête, mais seulement au limbe qui borde la crête des Vélelles. J'ai pu vé-

Digitized by Google

rifier ce fait, et pour faire comprendre ce processus du développement, j'ai représenté (Planche XXV, fig. 1, 2 et 3 et Pl. XXVI, fig. 1) quelques Rataires de différents âges. Le plus jeune (Pl. XXV, fig. 1) mesurait 0,7 mm. et présentait la forme d'un petit ballon transparent. A sa partie inférieure, l'organe central, le gastérozoïde central et deux bourgeons, rudiments des premiers tentacules, formaient une petite masse opaque. Autour du ballon se trouvait le limbe, placé comme le parachute d'un aérostat. A cette époque, le jeune Rataire possède déjà 2 ouvertures (*o*) placées symétriquement à la partie supérieure du pneumatophore. Sur le dessin que j'en ai donné, on ne peut naturellement en voir qu'une. La crête larvaire (*cl*), très peu développée, ne consiste qu'en une petite élévation longitudinale, en forme d'arête, de la couche externe du pneumatophore. La fig. 1 ne la représente pas dans sa position normale, mais recourbée sur le côté de la larve. Cette crête larvaire augmente rapidement dans le cours du développement, et arrive bientôt à surpasser en hauteur le reste de l'animal. Elle affecte souvent des formes très diverses. Ainsi, sur la fig. 2, elle a l'aspect d'un fer de lance. Souvent même la crête est encore plus pointue à son extrémité, tandis que dans d'autres cas elle est tronquée. Quelques Rataires ont une crête divisée en deux lobes, entre lesquels se trouve un épaississement signalé déjà par Huxley (7). Chez d'autres, les lobes sont encore mieux découpés, mais on ne voit pas d'épaississement. Du reste, ces différences de forme me paraissent être de peu d'importance. Les lignes parallèles qui parcourent la crête du haut en bas ne sont autre chose que les parois des canaux de cet organe. Lorsqu'on les observe sur des coupes horizontales, elles se présentent sous la forme de cloisons reliant entre elles les deux lames de la crête. Dans les premières phases du développement, le pneuma-

Digitized by Google

tocyste n'est pas encore surmonté d'une plaque verticale chitineuse. Elle commence seulement à se former à partir du stade que j'ai représenté à la fig. 2. Depuis ce moment, la crête larvaire augmente très peu en hauteur. Elle s'élargit et semble pénétrée par un prolongement pointu du pneumatophore. Cet aspect, rendu par la fig. 3, est dû à la formation de la plaque chitineuse qui n'est, au commencement, qu'un repli de la partie supérieure du pneumatocyste. Les deux lames de ce repli se soudent et donnent naissance à une arête très mince qui repousse toujours plus les parois du pneumatophore. Celui-ci prend donc une grande extension ; il est entouré par la crête larvaire qui finit bientôt par n'être plus qu'une petite bordure de la crête de l'animal adulte (Pl. XXVI, fig. 1, *cl*). — On voit donc que l'observation de CHUN était parfaitement exacte.

Quant aux recherches de PAGENSTECHER, il est possible qu'elles concernent des larves d'une autre espèce que la *Velella Spirans*, car, sur les dessins qu'il donne, la disposition du pneumatophore et de l'organe central est complètement différente de celle que j'ai observée chez les larves de cette espèce.

La crête des Vélelles qui, au premier abord, semble remplir un rôle très secondaire, doit au contraire avoir une importance assez grande pour l'animal. Chez les Rataires très jeunes, cette partie du corps est remplacée par un organe larvaire diminuant d'importance au fur et à mesure que la crête définitive se développe. Par conséquent, le rapport entre le corps proprement dit et la crête larvaire ou définitive reste toujours le même, ce qui doit être une condition importante pour l'équilibre de l'animal.

L'organe central a été découvert par DELLE CHIAJE (8) qui lui donna le nom de *foie*. Il a été décrit ensuite par KROHN (9), VOGT (10) et KÖLLIKER (11). D'après ces na-

Digitized by Google

turalistes, on trouve au-dessus du gastérozoïde central une masse en forme de fuseau, brune, compacte et formée de canaux s'anastomosant entre eux. Ces canaux prennent naissance au fond du gastérozoïde central, au moyen de deux rangées d'ouvertures transversales en forme de fentes. Ils ont une paroi homogène (KÖLLIKER) et renferment des cellules qui contiennent des granulations brunâtres. La partie convexe de l'organe est recouverte d'un réseau de petits vaisseaux blancs qui s'anastomosent entre eux et communiquent avec les gros canaux. D'après KÖLLIKER, ils ont la même structure que ces derniers et n'en diffèrent que par le fait que leurs cellules sont incolores. Les vaisseaux se répandent ensuite dans le plancher [1] des Vélelles.

Des deux extrémités du foie partent, suivant VOGT, « *plusieurs* troncs plus gros faisant saillie. » KÖLLIKER décrit la chose d'une manière un peu différente. Il dit que le foie envoie de chacune de ses extrémités *un* gros canal ne présentant ni anastomoses ni ramifications, et qui, arrivé au bord du plancher, se relève pour former le vaisseau qui borde la plaque verticale (loc. cit. Pl. XI, fig. 11, *d*). D'après ce que j'ai observé, c'est VOGT qui est dans le vrai [2]. La fig. 6, Pl. XXV représente l'extrémité de l'organe central d'une Vélelle adulte; on y voit plusieurs gros canaux (*h*) qui se bifurquent et s'anastomosent avant de se rendre dans le plancher. Ce n'est pas seulement aux deux extrémités que l'on rencontre ces gros troncs; ils

[1] Dans le but de faciliter la description, j'emploie le mot de *plancher* pour désigner toute la partie du corps des Vélelles qui est circonscrite par le limbe, et à laquelle sont attachés les différents polypes : gastérozoïde central, petits gastérozoïdes et dactylozoïdes.

[2] Je ne parlerai pas des recherches de COSTA sur le système vasculaire des Vélelles (*Ann. des sc. nat.*, 2me sér., t. XVI, 1841), car cet auteur s'est complètement mépris sur la disposition des canaux, comme KÖLLIKER l'a déjà fait remarquer.

Digitized by Google

sont aussi nombreux dans la partie moyenne ou élargie de cet organe et là encore ils présentent le même aspect. Tous ces canaux se répandent dans le plancher où ils se bifurquent et s'anastomosent entre eux. Mais avant de poursuivre plus loin l'étude du système vasculaire, revenons à l'organe central.

L'organe auquel je donne ce nom chez les Vélelles, est composé, d'après mes observations, de deux parties principales distinctes : 1° Les canaux dont on a déjà parlé, qui prennent naissance au fond du Gastérozoïde central, se dirigeant de là vers la partie convexe de l'organe central qu'ils tapissent complètement. (Pl. XXV, fig. 4, *cs*). 2° Une masse énorme de cnidoblastes (*n*) qui forme la plus grande partie du prétendu foie. On rencontre encore à la partie inférieure quelques petits canaux (*ci*) dont nous parlerons plus loin.

L'organe central est recouvert, de même que le plancher, par une couche cellulaire qui tapisse complètement la cavité du pneumatophore (Pl. XXV, fig. 4 et fig. 5, *in*). Elle est accolée au pneumatocyste, mais s'en sépare très facilement. La fig. 4 représente une coupe transversale d'un organe central de Vélelle adulte. Le pneumatocyste a été enlevé. Par contre, la fig. 5 représente sous un grossissement plus fort une portion d'une coupe pratiquée à travers une Vélelle entière. On y voit une partie de l'organe central recouverte par le pneumatocyste. Celui-ci se trouve dans sa position normale, sauf dans la partie supérieure du dessin. Là, il s'est séparé de la couche cellulaire qui elle-même s'est un peu soulevée. Du reste, c'est un fait purement accidentel.

Plusieurs auteurs admettent que le pneumatophore des Vélelles se forme comme celui des Physophorides, par invagination. Si cette hypothèse est confirmée par l'observation directe, la couche de cellules dont je viens de par-

Digitized by Google

ler devra être considérée comme un dérivé direct de l'ectoderme. Immédiatement au-dessous de cette couche cellulaire se trouve une lamelle de substance homogène qui est vivement colorée par le carmin-borax (comme c'est le cas aussi pour le pneumatocyste), et présente souvent un aspect feuilleté. Je la désigne sous le nom de *lamelle anhiste interne* (Pl. XXV, fig. 4 et 5, *li*). Elle recouvre entièrement l'organe central et se rend de là dans le plancher où nous la suivrons plus tard.

Les canaux (fig. 4 et 5, *cs*) qui forment le revêtement de la masse de cnidoblastes possèdent une gaine homogène (g) qui a déjà été vue par Kölliker. Ils sont pressés les uns contre les autres de manière à ne laisser aucun passage libre entre eux. La gaine de chaque canal se confond généralement avec celle du canal voisin et, à la partie supérieure, avec la lamelle anhiste. Il n'existe le plus souvent qu'une ou deux rangées de canaux, mais lorsqu'on pratique des coupes dans la région où les canaux traversent la masse de cnidoblastes pour se rendre dans le gastérozoïde central, on les rencontre en beaucoup plus grand nombre. Je désignerai sous le nom de *canaux supérieurs* (*cs*) ceux qui forment le revêtement de la partie supérieure de l'organe central et qui se rendent soit dans le gastérozoïde central, soit dans les *canaux inférieurs* (*ci*) beaucoup plus petits qui se trouvent à la partie inférieure de cet organe. Pour rendre la description plus claire, je distinguerai en outre sous le nom de *canaux de revêtement*, ceux des canaux supérieurs qui sont accolés à la lamelle anhiste.

Les canaux supérieurs renferment, comme on le sait, des corpuscules noirs ou verdâtres, quelquefois même complètement verts, de grosseur et de formes très diverses, qui donnent à l'organe central sa couleur foncée. Ils ne sont pas renfermés dans des cellules, mais sont sim-

Digitized by Google

plement réunis en masses plus ou moins considérables entre les cellules des canaux. Ils présentent, en outre, une disposition assez curieuse, dans les canaux de revêtement. En effet, les corpuscules font défaut, ou se rencontrent en nombre excessivement restreint dans la partie de ces canaux qui touche la lamelle anhiste, tandis qu'ils forment de gros amas noirs dans les autres parties des canaux. On se rendra facilement compte de ce fait, en jetant un coup d'œil sur les figures 4 et 5 (Pl. XXV). Parmi les canaux dont on voit les coupes sur la fig. 5, un seul, celui dans lequel se trouvent les lettres *cs*, contient quelques corpuscules dans sa partie adjacente à la lamelle anhiste. On voit en outre qu'ils sont dans une proportion très faible relativement aux autres parties du canal.

La disposition que je viens d'indiquer ne se rencontre pas dans les canaux supérieurs qui ne forment pas le revêtement de l'organe central. Dans ces derniers, les corpuscules sont répartis également sur toutes les parois des canaux.

La structure cellulaire des canaux semble être en relation avec la distribution des corpuscules. Lorsqu'on regarde sur une coupe transversale de l'organe central un des canaux de revêtement (fig. 5. *cs*), on voit que ses parois ne présentent pas partout la même composition. Dans toute la partie qui est dépourvue de corpuscules foncés (ou qui les renferme en très petit nombre), les parois sont formées de petites cellules rondes (*S*), lâchement unies les unes aux autres. Leurs contours sont parfaitement délimités; quelquefois j'ai trouvé entre elles des traces de substance intercellulaire. Ces petites cellules ne se voient donc que dans la partie qui est immédiatement recouverte par la lamelle anhiste supérieure. Partout ailleurs les parois des canaux présentent une structure différente. On rencontre alors de grosses cellules (*R*) placées de dis-

Digitized by Google

tance en distance contre la gaine des canaux. Leurs contours sont souvent nettement délimités; d'autres fois il est impossible de les distinguer [1]. Chaque cellule possède un noyau rond qui renferme rarement 2 nucléoles et le plus souvent un seul. Ces grosses cellules sont placées de distance en distance et séparées les unes des autres par une quantité énorme de corpuscules foncés (fig. 5, *P*).

J'ai souvent rencontré dans le protoplasme des cellules un corps un peu plus petit que le noyau, légèrement ovale, et présentant à son intérieur quelques lignes concentriques. A une petite distance de ce corps s'en trouvait un autre plus petit qui, non seulement ne se colorait pas par le carmin-borax, mais encore présentait une légère teinte verdâtre. Il était entouré d'une zone claire. *Ceci m'a amené à considérer les grosses cellules comme le lieu de formation des corpuscules foncés et à regarder les corps que je viens de décrire comme des corpuscules en voie de formation.*

La répartition des corpuscules nous fournit une preuve à l'appui de cette manière de voir. En effet, il est évident qu'on doit les trouver en très grand nombre à l'endroit où ils ont été formés, c'est-à-dire entre les grosses cellules des canaux supérieurs, tandis qu'ils font défaut ou ne se rencontrent qu'en très petit nombre dans la partie des canaux de revêtement qui est composée de petites cellules. On les rencontre encore, mais en quantité très minime dans d'autres parties de l'animal: contre les parois du gastérozoïde central (Pl. XXV, fig. 4), dans les canaux inférieurs dont je parlerai plus loin, et dans la partie des canaux du limbe qui est la plus rapprochée du pneuma-

[1] Quelques-unes de ces cellules ont été représentées à tort, sur la fig. 5, avec un contour foncé. C'est une erreur du dessin, car il n'est nullement question d'une enveloppe cellulaire qui se colorerait plus vivement que le protoplasme intérieur.

Digitized by Google

tophore. Les corpuscules n'ont pas pris naissance dans les endroits que je viens de citer, mais y ont été amenés secondairement.

Les canaux supérieurs qui ne sont pas placés immédiatement au-dessous de la lamelle anhiste interne, mais au-dessous des canaux de revêtement, diffèrent de ces derniers en un point important. En effet, on peut voir sur la Pl. XXV, fig. 7, qui en représente une coupe sous un fort grossissement, que les petites cellules (*S* de la fig. 5) y font complètement défaut. De ce fait en découle un autre, que l'on peut vérifier sur le dessin indiqué, c'est que les corpuscules foncés sont répartis indifféremment sur toute la paroi du canal. Celui-ci est entouré d'une gaine à l'intérieur de laquelle se trouvent plusieurs grosses cellules (*R*) semblables à celles que j'ai décrites dans les canaux de revêtement. Leurs contours sont souvent parfaitement visibles, tandis que dans d'autres cas il est impossible de les voir. Le protoplasme semble quelquefois s'étendre en longues traînées le long de la gaine du canal et même les cellules voisines paraissent souvent se réunir entre elles, comme par exemple au point *Rm*.

Lorsque les grosses cellules ont des contours qui se voient facilement, elles sont entourées de corpuscules foncés, mais n'en renferment pas dans leur intérieur. Par contre, lorsque les contours ne sont pas visibles, les corpuscules paraissent se trouver dans le protoplasme même et se rencontrent jusqu'aux abords immédiats des noyaux. Je crois que cette différence est en relation avec les diverses phases de la formation des corpuscules foncés. Chaque cellule possède un gros noyau rond qui contient un ou deux nucléoles. De ceux-ci partent souvent en rayonnant des filaments intranucléaires. On peut les voir facilement sur la fig. 7.

Les canaux supérieurs prennent naissance au fond du

Digitized by Google

gastérozoïde central au moyen de plusieurs troncs qui traversent isolément la masse de cnidoblastes. Là encore, on rencontre la même structure que j'ai décrite et représentée à la fig. 7. Des canaux semblables (fig. 4, *csi*) mettent en communication les canaux supérieurs (*cs*) et inférieurs (*ci*). On voit sur la fig. 4 que les canaux supérieurs sont moins bien déterminés à mesure que l'on approche des bords de l'organe central. Cela tient à ce qu'en cet endroit ils sont placés beaucoup plus obliquement, pour se rendre de là dans le plancher, comme on le voit sur la fig. 6. Les gros canaux que l'on voit à l'extrémité de l'organe central (fig. 6, *h*) ne font pas saillie au-dessus de sa surface, mais se distinguent seulement des canaux voisins par leurs dimensions beaucoup plus considérables. Leur structure est la même que celle des autres canaux de revêtement. J'ajouterai encore que l'on rencontre souvent, à l'intérieur des canaux supérieurs, des amas de substance granuleuse qui se colorent vivement par le carmin-borax.

Au-dessous des canaux supérieurs se trouve donc la masse de cnidoblastes (fig. 4 et 5, *cb*) que j'ai déjà mentionnée. Elle est limitée : 1° à la partie supérieure par les gaines des canaux qui sont soudées entre elles de manière à former une ligne de démarcation bien tranchée ; 2° à la partie inférieure par une lamelle anhiste semblable à celle qui se trouve au-dessus des canaux de revêtement, et que je nommerai : *lamelle anhiste externe* (fig. 4, *le*). Sur les côtés, la masse de cnidoblastes va en s'amincissant jusqu'à l'endroit où les canaux supérieurs se rendent dans le plancher (fig. 4). Les cnidoblastes, ou cellules formatives des nématocystes, sont réunies les unes aux autres sans ordre apparent, laissant souvent entre elles de petits espaces libres. On les rencontre là, à tous les stades du développement, depuis les

Digitized by Google

petites cellules claires contenant un noyau foncé, jusqu'aux nématocystes mûrs.

J'ai représenté à la Pl. XXV, fig. 9, un cnidoblaste renfermant un nématocyste (*ny*) arrivé à maturité. Ce dernier, qui a une forme ovale, paraît être renfermé dans une enveloppe (*ev*) qu'il ne remplit pas complètement. A l'intérieur de son enveloppe propre se voit le filament enroulé très régulièrement. Il vient s'attacher à l'extrémité renflée d'un pédoncule creux qui est placé suivant le grand axe du nématocyste. Le pédoncule est fixé par son extrémité amincie à l'un des pôles du nématocyste. Il renferme dans son intérieur une sorte de petit bâtonnet qui n'est peut-être qu'un repli de sa paroi dont il semble faire partie. On rencontre toujours dans le cnidoblaste un gros noyau allongé (*n*) qui paraît souvent accolé au nématocyste. Le protoplasme environnant renferme en outre de petites accumulations granuleuses (*ag*).

On peut se demander quel est le rôle physiologique de ces cnidoblastes rassemblés ainsi en quantité énorme dans un endroit où ils ne peuvent servir à la défense de l'animal. En effet, ils sont entourés de toutes parts de barrières qui semblent infranchissables : d'un côté la rangée des canaux supérieurs, de l'autre la lamelle anhiste externe. Pour répondre à cette question, il nous suffira d'étudier la disposition de la lamelle en question.

Elle est généralement un peu plus épaisse que la lamelle interne, mais sa structure est la même et présente également un aspect feuilleté. Elle sépare la masse de cnidoblastes de l'ectoderme (fig. 4, *le*) et se rend de là dans le plancher. Lorsqu'on étudie la lamelle externe sous un grossissement un peu fort, on rencontre de distance en distance de petites ouvertures. J'en ai représenté une à la Pl. XXV, fig. 8. Elles sont distribuées sur toute

Digitized by Google

la partie qui se trouve entre le gastérozoïde central et les bords de l'organe central, mais elles m'ont paru être beaucoup plus abondantes dans ce dernier endroit. Ces ouvertures (fig. 8, *o*) mettent en communication la masse de cnidoblastes avec l'ectoderme (*ect*). La première fois que je les ai observées, j'ai cru avoir affaire à une rupture artificielle produite sur mes coupes, mais depuis lors j'en ai étudié un très grand nombre, et j'ai pu m'assurer que c'était un fait parfaitement naturel. Les contours de la lamelle externe (*le*) étaient toujours nettement délimités aux pourtours des ouvertures. Celles-ci étaient remplies de nématocystes (*ny*) qui paraissaient faire irruption dans l'ectoderme. Il est très probable que les cnidoblastes peuvent traverser les ouvertures, avant d'avoir atteint leur maturité ; cependant les nématocystes mûrs y sont en majorité.

Les ouvertures que je viens de décrire me paraissent expliquer d'une manière suffisante la présence des cnidoblastes réunis en masse énorme au-dessus du gastérozoïde central. En effet, on peut comprendre leur utilité du moment que l'on voit de quelle manière ils peuvent se rendre dans les parties externes de l'animal où ils servent à la défense. — *Par conséquent, je suis amené à regarder la masse de cnidoblastes représentée à la* Pl. XXV, fig. 4, *cb, comme le lieu de formation des nématocystes et comme un réservoir chargé de fournir de cellules urticantes les parties externes de l'animal.* Il va sans dire que ceci n'exclut pas la formation de nématocystes dans d'autres parties de l'animal, car il est très probable que le réservoir de cnidoblastes n'alimente que les parties qui en sont le plus rapprochées. Je rappellerai encore que si l'on n'admet pas cette interprétation, il est impossible de comprendre l'utilité de cette accumulation de cnidoblastes en cet endroit.

Digitized by Google

Contre la lamelle anhiste externe et du côté opposé à l'ectoderme se voient encore quelques petits canaux : les canaux inférieurs (fig. 4, *ci*). Ils sont complètement enveloppés par des prolongements de la lamelle (fig. 8, *ci*). Vogt, dans son bel ouvrage (10) en donne un dessin à la Pl. II, fig. 11. On ne doit pas cependant confondre ces canaux avec les canaux aérifères découverts par Krohn (9).

Ceux-ci, partant du pneumatocyste, pénètrent entre les canaux supérieurs et traversent la masse de cnidoblastes. Ils sont parfaitement reconnaissables à leur constitution chitineuse et ne présentent aucune trace de revêtement cellulaire. On les rencontre jusqu'aux abords immédiats des canaux inférieurs. Il est fort possible qu'ils viennent déboucher dans ces derniers, mais je n'ai pas pu vérifier ce fait.

Les canaux inférieurs, par contre, montrent une structure différente. Ils ne possèdent pas de gaine particulière, mais sont toujours enveloppés par un repli de la lamelle externe (fig. 4 et fig. 8, *ci*). A l'intérieur de ce repli qui forme une sorte de tube, se trouve la paroi propre du canal. Elle est formée d'une seule rangée de cellules qui paraissent soudées entre elles de telle manière qu'on en distingue difficilement les contours, mais dont les noyaux ronds se voient facilement. On trouve quelquefois contre ces parois des corpuscules bruns. Leur présence n'a rien de bien extraordinaire, puisque ces canaux, comme je l'ai dit plus haut, communiquent avec les canaux supérieurs. Sur la fig. 4 les canaux inférieurs sont très peu nombreux, mais sur d'autres coupes on les rencontre en beaucoup plus grand nombre. Ils ne sont cependant jamais accolés les uns aux autres comme c'est le fait pour les canaux supérieurs. Les ouvertures que j'ai mentionnées sont souvent placées entre deux canaux infé-

Digitized by Google

rieurs très rapprochés. Tel est le cas pour l'ouverture représentée par la fig. 8, mais là, le canal de gauche est coupé très obliquement de telle sorte que le dessin ne donne pas une bonne idée de sa structure.

En quel endroit les canaux inférieurs prennent-ils naissance? C'est là un point que je n'ai pu éclaircir. Quelques auteurs les ont pris pour les canaux aérifères qui, après avoir traversé l'organe central, apparaîtraient de nouveau à la face inférieure de cet organe qu'ils parcourraient en rayonnant. Mais, comme je viens de le montrer, ces deux sortes de canaux ont une structure différente et par conséquent ne doivent pas être confondus. Il est possible que les canaux aérifères viennent déboucher dans les canaux inférieurs qui n'en seraient à tout prendre que la continuation.

La lamelle anhiste externe, après avoir délimité la masse de cnidoblastes, se rend dans le plancher et conserve sur tout son parcours, son aspect feuilleté. Aux points où se trouvent fixés les différents polypes, la lamelle se divise en deux lames. L'une d'elles conserve la même direction et forme un toit qui est percé d'une ouverture à l'endroit où le polype communique avec le système vasculaire. L'autre partie se replie, entraînant à sa suite l'ectoderme, et forme les parois du polype.

L'ectoderme (fig. 4, *ect.*) recouvre partout la lamelle anhiste externe. Il renferme comme CHUN (6) l'a déjà montré, une grande quantité de nématocystes.

Avant de terminer ce que j'ai à dire de l'organe central, je tiens à faire encore remarquer la grande importance de la masse de cnidoblastes que j'ai décrite. Jusqu'à présent, j'ai évité d'employer le nom de *foie* dans l'acception que lui ont donnée DELLE CHIAJE et les autres auteurs qui s'en sont occupés, car il est évident qu'on

Digitized by Google

doit en restreindre le sens en l'appliquant seulement aux canaux qui renferment des corpuscules foncés. Cependant, comme la masse de cnidoblastes et les canaux forment un tout assez nettement délimité du reste de l'animal, on peut sans inconvénient donner à cette partie le nom d'*organe central*. On évite ainsi l'emploi d'un terme dont l'acception n'est pas exacte. En outre, les fonctions hépatiques des canaux supérieurs ont été admises en se basant uniquement sur l'histologie et demandent à être confirmées par la physiologie.

Les lamelles anhistes internes et externes se réunissent sur les bords de l'organe central pour former le plancher. Elles sont seulement séparées l'une de l'autre sur le parcours des canaux qui sillonnent cette partie de l'animal. La lamelle externe est toujours plus épaisse que l'autre ; c'est elle qui envoie des prolongements dans tous les polypes. Elle est recouverte par l'ectoderme et la lamelle interne, par la couche cellulaire qui tapisse le pneumatophore.

Les canaux du plancher (fig. 6, *cp*) proviennent tous des canaux supérieurs (*h*) et, après avoir formé un réseau très compliqué, se rendent dans le limbe où ils se réunissent aux canaux provenant de la partie supérieure du pneumatophore. Sur tout leur parcours ils ont une structure singulière, que j'ai représentée sous un grossissement assez fort à la Pl. XXVI, fig. 3, *cp*. Ils sont formés de petites cellules rondes, réunies entre elles d'une façon très lâche, de telle sorte que l'on semble avoir affaire à des traînées irrégulières de cellules, plutôt qu'à des canaux. Lorsqu'on étudie une coupe transversale du plancher, on voit distinctement la lumière des gros canaux, mais lorsqu'il s'agit des petits (les diamètres varient énormément) il est souvent impossible d'en vérifier l'existence. On ne rencontre alors qu'une sorte de cordon formé de cellules

Digitized by Google

rondes et enveloppé par les lamelles anhistes. Ces cellules, comme on le voit facilement, sont semblables à celles qui se trouvent à la partie supérieure des canaux de revêtement de l'organe central (Pl. XXV, fig. 5, *S*). Ces derniers, par conséquent, ne diffèrent des canaux du plancher que par le fait qu'ils possèdent de grosses cellules produisant des corpuscules foncés. Si l'on veut suivre un canal depuis le plancher jusqu'au fond du gastérozoïde central, on le verra donc sous trois formes différentes : 1° Dans le plancher, il est composé uniquement de petites cellules rondes. 2° Dans la région où il forme le revêtement de l'organe central, il est composé de petites cellules sur une partie de sa paroi et de grosses cellules formant des corpuscules foncés sur l'autre. 3° Ces dernières se rencontrent seules dans la région où le canal traverse la masse de cnidoblastes pour se rendre au gastérozoïde central.

Il existe encore, en apparence du moins, une autre différence, c'est que les canaux du plancher ne possèdent pas de gaine propre. Ceci, cependant, peut s'expliquer assez facilement. On voit en effet que dans la partie où les canaux de l'organe central se trouvent accolés contre la lamelle anhiste interne, cette dernière se fusionne avec la gaine des canaux. Il est fort probable que leur substance est identique. Par conséquent, s'il existait à l'origine une gaine revêtant les canaux du plancher, elle a dû se fusionner également avec les lamelles anhistes qui l'enveloppaient complètement.

Il me reste à parler d'une particularité des canaux du plancher, dont j'ai donné un dessin à la Pl. XXVI, fig. 3. On rencontre dans la région où sont attachés les petits gastérozoïdes, plusieurs endroits où les canaux du plancher sont complètement modifiés (*clg*). Leur cours au lieu d'être sinueux est droit. Ils ne s'anastomosent pas avec

Digitized by Google

les canaux voisins et ne se bifurquent pas non plus. Ces différences seraient de peu d'importance si elles n'étaient liées à une modification de structure. En effet, on ne rencontre plus ici les petites cellules rondes mentionnées plus haut. Le canal est formé de cellules aux contours irréguliers, mais réunies entre elles de façon à constituer une paroi bien délimitée. Ces cellules envoient cependant vers l'extérieur des prolongements très fins, qui vont se perdre dans les lamelles anhistes. Ces prolongements, qui se voient très bien sous un fort grossissement, n'ont pas été représentés sur la fig. 3, pour ne pas compliquer le dessin, cependant on peut voir sur la fig. 2 une structure semblable qui se rapporte aux canaux du limbe, et dont je parlerai plus tard.

Les canaux que je viens de décrire prennent naissance dans les canaux du plancher et retournent s'y réunir à quelque distance du point d'insertion des dactylozoïdes. Je ne peux donner aucun renseignement sur leur signification.

Les canaux qui se trouvent à la partie supérieure du pneumatophore, et ceux qui parcourent le limbe, forment dès l'origine un système distinct des canaux du plancher. Ils sont en communication avec ces derniers chez les vélelles adultes, mais il est possible que cette réunion ne soit que secondaire.

Lorsqu'on étudie le système vasculaire depuis le sommet du limbe qui recouvre la crête du pneumatophore, jusqu'au bord du limbe proprement dit, on peut facilement distinguer, d'après l'arrangement et la structure des canaux, 5 régions distinctes.

1° Les canaux du limbe de la crête qui ont été décrits avec soin par plusieurs auteurs, en particulier par Vogt (10) et récemment par A. Agassiz (12) dans un beau travail sur la *Velella mutica* et la *Porpita*. Ces canaux,

Digitized by Google

comme on l'a vu plus haut, sont indiqués, chez les jeunes vélelles, par les stries de la crête larvaire. Ils mettent en communication deux canaux dont l'un se trouve immédiatement au-dessus de la lame verticale du pneumatocyste et l'autre borde le limbe de la crête.

2° Les canaux se trouvent dans la partie du pneumatophore qui recouvre la lame verticale du pneumatocyste. Ils forment un réseau à mailles allongées dont les parois envoient de fins prolongements dans le tissu environnant. On rencontre quelquefois dans ces canaux des cellules rondes semblables à celles dont j'ai déjà parlé à propos des canaux du plancher. Cependant elles ne forment jamais d'agglomération, comme on le verra plus loin, mais semblent plutôt voyager dans ces canaux.

3° La région où le pneumatophore recouvre le pneumatocyste proprement dit, se distingue de la précédente par le fait que le réseau vasculaire a des mailles plus irrégulières et plus petites. En outre, les canaux présentent de nombreux cœcums dans lesquels les cellules rondes, mentionnées plus haut, forment des agglomérations qui augmentent de nombre à mesure que l'on approche du limbe. Elles sont très bien décrites dans l'ouvrage d'Agassiz. Ces canaux, ainsi que ceux de la région précédente, communiquent avec le canal médian qui est logé dans le sillon du pneumatocyste et monte jusqu'au sommet de la crête.

4° En pénétrant dans le limbe, le réseau vasculaire de la région précédente prend un aspect plus régulier. Il se divise en gros troncs se dirigeant directement vers le bord du limbe. Sur tout leur trajet, ces canaux envoient des deux côtés une quantité de cœcums arborescents dont les parois cellulaires émettent de fins prolongements. J'en ai donné un dessin à la Pl. XXVI, fig. 2, d'après une coupe du limbe. Ces prolongements (*prc*) qui ont été vus

Digitized by Google

par Huxley (7. — Pl. XI, fig. 13) et Chun sont abondants surtout à l'extrémité des cœcums. Ils se ramifient, s'anastomosent entre eux et se réunissent aux cellules (*cg*) qui parcourent la masse gélatineuse du limbe. Les cellules rondes forment encore de nombreuses agglomérations dans ces cœcums.

5° A une petite distance du bord du limbe, les gros troncs de la région précédente se bifurquent. Chacune des nouvelles branches continue à former des cœcums arborescents dont le nombre augmente tellement qu'ils forment, en s'anastomosant avec les cœcums voisins, un réseau dans lequel on distingue difficilement la disposition primitive. Les parois de ces canaux qui vont tous déboucher dans le canal marginal, sont en outre vivement colorées en brun foncé (sur des animaux conservés à l'alcool), de sorte que la région entière forme une bande brune qui borde le limbe. Les cellules rondes abondent dans ces canaux. Quant à la coloration brune, elle est due à des corpuscules excessivement petits, répandus entre ces cellules, et souvent même dans leur protoplasme.

On pourrait peut-être admettre une certaine analogie entre cette région du système vasculaire (dans laquelle est compris le canal marginal) et les canaux supérieurs de l'organe central. En effet, il est possible qu'à l'origine la formation de granulations foncées fût dévolue aux cellules rondes et que, plus tard, une partie du système vasculaire (celle qui aboutit au gastérozoïde central) ait accaparé ces fonctions. Dans cette région, les cellules rondes se seraient alors modifiées, seraient devenues beaucoup plus grandes (Pl. XXV, fig, 5 et 7, *R*) de manière à pouvoir former des corpuscules de dimensions plus considérables. On trouverait encore un reste de la structure primitive dans les petites cellules rondes des canaux

Digitized by Google

de revêtement (fig, 5, *s*). Dans la bande brune qui borde le limbe, les petites cellules étant très peu modifiées, ne peuvent donner naissance qu'à des corpuscules de très petite taille.

On peut faire une objection à cette hypothèse, c'est que les canaux du plancher qui sont composés uniquement de cellules rondes ne forment pas de corpuscules foncés. J'ai fait remarquer plus haut qu'on en rencontre quelquefois, mais en admettant même que leur présence en cet endroit soit un fait accidentel, il n'est nullement impossible qu'à l'époque où les cellules des canaux supérieurs se sont différenciées, les canaux du plancher n'aient plus eu besoin de participer à la formation des corpuscules foncés, tandis que les parties du système vasculaire les plus éloignées de l'organe central ont continué à en produire. Ceci nous permet en outre de comprendre pourquoi les cellules rondes des canaux du plancher renferment toujours dans leur protoplasme des granulations foncées excessivement petites.

Un autre point, tiré de l'embryogénie, me semble parler en faveur de cette hypothèse. Chez les Rataires très jeunes, les canaux supérieurs de l'organe central sont peu développés et ne laissent voir aucune trace de corpuscules foncés dans leurs parois. Les cellules de ces canaux présentent des granulations dans leur protoplasme, mais à l'extérieur des cellules on ne rencontre pas de corpuscules. Par contre, dans le même stade, la bordure foncée du limbe est très accentuée. Sa couleur est presque noire, tandis que chez l'adulte elle est brune; elle se rapproche ainsi davantage de la couleur des canaux supérieurs de l'organe central chez l'animal qui a atteint son développement complet. En outre, on peut voir distinctement des corpuscules foncés placés entre les cellules rondes.

Digitized by Google

D'après les faits que je viens d'exposer, il me semble possible d'établir les conclusions suivantes :

Les cellules rondes[1] (cellules jaunes de Vogt) qui se rencontrent en très grande quantité dans tout le système vasculaire des Vélelles et contiennent dans leur protoplasme de petites granulations, se modifient dans le cours du développement de manière à donner naissance à des corpuscules foncés.

La modification a lieu premièrement dans la partie du système vasculaire qui borde le limbe, mais la formation des corpuscules n'est jamais très considérable dans cette région, et semble plutôt diminuer dans le cours du développement.

Les canaux se modifient en second lieu et d'une manière beaucoup plus complète dans le voisinage du gastérozoïde central. Les cellules deviennent beaucoup plus grosses et forment une quantité énorme de corpuscules dont les dimensions peuvent être assez fortes.

Il doit exister par conséquent une homologie de fonctions entre les canaux supérieurs de l'organe central (*le foie* des auteurs) et la région du système vasculaire qui forme une bordure brune autour du limbe des Vélelles.

Avant de parler du développement des canaux, j'ai encore quelques mots à dire sur la structure du pneumatophore et du limbe.

Le pneumatophore a la même structure générale que le plancher : à l'intérieur une couche cellulaire appliquée contre la lamelle anhiste interne. Celle-ci est soudée à la

[1] J'ai employé le terme de *cellules rondes* de préférence à *cellules jaunes*, parce que j'ai fait mes recherches en grande partie sur des animaux colorés au carmin-borax, et sur lesquels, par conséquent, je ne pouvais pas voir la couleur primitive. Il est évident, cependant, que ces deux expressions sont équivalentes.

Digitized by Google

lamelle externe (qui est plus épaisse) et n'en est séparée que sur le parcours des canaux. Au-dessus, se trouve l'ectoderme qui ne contient pas de nématocystes (CHUN). Le limbe présente une structure différente. Il est formé par un repli de la lamelle anhiste externe, recouverte par l'ectoderme. On peut facilement se rendre compte, en examinant des coupes transversales de Vélelles, que la lamelle anhiste interne ne contribue pas à la formation du limbe. Par contre, entre les deux replis de la lamelle externe se développe une grande quantité de tissu gélatineux. Il est parcouru en tous sens par les prolongements cellulaires des canaux du limbe et par des cellules qui entrent en communication avec ces prolongements (Pl. XXVI, fig. 2). CHUN, dans le mémoire que j'ai déjà eu souvent l'occasion de citer (6), déclare qu'il ne reconnaît pas de véritable tissu conjonctif chez les Vélelles. Il est vrai que les cellules à longs prolongements que l'on trouve dans l'ectoderme présentent parfaitement l'aspect de cellules nerveuses. Mais quel est le critérium sur lequel on doit s'appuyer pour considérer les cellules semblables, qui se trouvent dans la masse gélatineuse du limbe, comme des cellules nerveuses et non conjonctives ? A mon avis il est plus naturel (dans l'état actuel de nos connaissances) de considérer le tissu gélatineux du limbe comme une formation de tissu conjonctif dont les cellules peuvent servir peut-être à transmettre les sensations.

Il me reste maintenant à parler du développement des canaux qui se trouvent à la partie supérieure du pneumatophore et se rendent de là dans le limbe. Bien que ce réseau vasculaire paraisse assez compliqué chez la Vélelle adulte, il se forme cependant d'une manière très simple. Sur les plus jeunes Rataires que j'ai observés on voyait des lignes droites parallèles entre elles, qui, partant

Digitized by Google

du sommet du pneumatophore se rendaient au bord du limbe. Ces lignes n'étaient autre chose que les parois des canaux. A une petite distance du bord du limbe les parois de ces canaux présentaient un aspect granuleux de couleur brune foncée et quelquefois noire. Chaque canal (à quelques exceptions près) était en outre séparé par une petite cloison également brunâtre. Mais cette cloison ne divisait que la partie foncée du canal, et ne s'étendait pas au delà. Puis tous les canaux débouchaient dans un canal marginal.

J'ai représenté à la Pl. XXVI, fig. 4, une partie du limbe et du pneumatophore d'un Rataire un peu plus avancé que celui que je viens de décrire. A ce stade, les canaux du limbe (*a*) sont encore accolés les uns contre les autres, mais ceux du pneumatophore (*b*) sont séparés. En outre, dans la région qui aboutit au canal marginal (*e*) il s'est formé une séparation entre les parois brunes des canaux du limbe ainsi qu'à l'intérieur des cloisons. Il en résulte donc qu'à cette époque chacun des canaux du limbe se divise, avant de déboucher dans le canal marginal, en deux petites branches (*f*) séparées l'une de l'autre et dont les parois ont un aspect granuleux et foncé. On voit cependant quelques canaux qui ne se bifurquent pas (*g*) et que l'on retrouve encore chez l'adulte. Le canal marginal (*e*) présente la même structure et la même couleur que les canaux à leur embouchure. Il est séparé du bord du limbe par la rangée de poches glandulaires (*k*) [1].

[1] Ces organes ont été découverts simultanément par Vogt (10), Kölliker (11) et Leuckart (13), qui s'accordent tous à les regarder comme des poches glandulaires. Vogt en donne une description chez les Vélelles et Kölliker chez les Porpites. Dernièrement, deux auteurs américains, MM. Conn et Beyer (*John Hopkins University*, Baltimore. *Studies from the Biological Laboratory*. July 1883), dans

Digitized by Google

Dans la suite du développement (Pl. XXVI, fig. 5), les canaux du limbe (*a*) se séparent les uns des autres. L'intervalle qu'ils laissent entre eux est rempli par du tissu gélatineux dont j'ai parlé plus haut, et dans lequel leurs parois envoient des prolongements cellulaires (*Prc*). A partir de la bifurcation (*c*), les parois foncées (*P*) des canaux deviennent sinueuses. Ces sinuosités qui plus tard se développent aussi dans la région où les canaux ne sont pas bifurqués, donnent naissance, dans la suite du développement, à des cœcums arborescents. On les voit sur la fig. 6. *d* (à demi schématique). Les cœcums s'anastomosent quelquefois entre eux, mais ils peuvent aussi rester libres et n'être réunis à leurs voisins que par des prolongements cellulaires. Comme je l'ai dit plus haut, il y a toujours quelques canaux qui ne se bifurquent pas. Chez les Vélelles adultes, on les rencontre en plusieurs endroits du limbe; ils vont s'anastomoser avec les autres canaux du pneumatophore. Ils ne m'ont pas paru remplir des fonctions spéciales. Je n'ai jamais vu de canal se divisant en plus de deux branches, ni de branche se bifurquant à son tour.

Toute la partie qui est comprise entre la bifurcation des canaux du limbe et le canal marginal, représente donc la dernière région que j'ai distinguée, celle qui forme une bande brune à une petite distance du bord du limbe. Pendant la dernière période du développement, les cœcums des canaux de cette région s'accroissent et s'enchevêtrent les uns dans les autres de telle manière qu'il est difficile, à la fin, de reconnaître leur disposition primitive.

un mémoire sur le système nerveux de la Porpite, ont décrit ces poches, dont ils s'attribuent la découverte, comme étant probablement des organes des sens (du toucher). Ces auteurs avouent cependant qu'elles n'ont aucune relation avec les cellules nerveuses.

Digitized by Google

Dans les dessins que j'ai donnés des canaux du plancher et du développement des canaux du limbe (Pl. XXVI, fig. 3, 5 et 6), je n'ai pas représenté les cellules du tissu environnant. Sur la fig. 4 les cellules de l'ectoderme sont indiquées, sauf dans les intervalles des canaux, à leur embouchure, où je les ai négligées pour ne pas nuire à la clarté du dessin.

Je termine ici mes recherches sur le foie et le système vasculaire des Vélelles, heureux si j'ai pu enrichir de quelques faits nouveaux, l'étude de ces intéressants animaux.

Ces recherches ont été faites dans le laboratoire d'Embryologie de l'Université de Genève. J'adresse ici mes sincères remerciements à M. le professeur H. Fol pour les précieuses directions qu'il m'a toujours accordées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Eschscholtz, System der Acalephen. Berlin, 1829.
2. Forskal, Descriptiones animalium quæ in itinere orientali observavit. Havniæ, 1775.
3. De Blainville, Manuel d'actinologie. 1834.
4. Pagenstecher, Zur näheren Kenntniss der Velellidenform Rataria, etc..... Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Vol. 12. 1863.
5. Claus, Traité de zoologie. 2me édit. française, trad. sur la 4me édit. allemande par G. Moquin-Tandon. 1883.
6. Chun, Das Nervensystem der Siphonophoren Zool. Anzeiger. Leipzig, 1881.
7. Huxley, The Oceanic Hydrozoa. Ray Society. London, 1859.
8. Delle Chiaje, Memorie sulla storia et notomia degli animali senza vertebre, etc. 1823-1829.— Id. della Sicilia citeriore. 1822-1844.
9. Krohn, Notiz über die Anwesenheit eigenthümlicher Luftkanäle bei Velella und Porpita. Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte, 14me année, vol. 1. 1848.

Digitized by Google

10. Vogt, Mémoire sur les Siphonophores. Mém. de l'Institut genevois. 1854.
11. Kölliker, Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig, 1858.
12. Agassiz, Exploration of the surface fauna of the Gulf Stream. III, Part. I. Porpitæ and Velellidæ. Mem. of the Museum of compar. Zool. at Harvard College. Vol. VIII, nº 2. Cambridge, 1883.
13. Leuckart, Zur nähern Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte. 12me année. Vol. 1. 1854.

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DES NERFS CRANIENS

CHEZ LES LÉZARDS

PAR

E. BÉRANECK

Avec les planches XXVII, XXVIII, XXIX et XXX.

Jusqu'à présent les embryologistes qui se sont occupés du développement du système nerveux chez les vertébrés ont porté leurs recherches plutôt sur la formation des nerfs spinaux que sur celles des nerfs crâniens et, à part les recherches classiques de Balfour dans sa « *Monographie sur le développement des poissons Elasmobranches,* » et de Marshall dans son « *Étude sur le développement des nerfs crâniens du poulet,* » puis sur « *Les cavités céphaliques et les nerfs des Élasmobranches,* » nous ne possédons que relativement peu de renseignements sur la formation des nerfs crâniens dans les différentes classes des vertébrés. C'est ce qui m'a engagé à faire de cette question une étude aussi complète qu'il m'a été possible. Mes recherches ont été faites dans le laboratoire d'embryogénie de l'Université de Genève, et je tiens ici à remercier tout particulièrement Monsieur le professeur Fol, qui non seulement m'a dirigé dans le choix de mon sujet et dans la marche de mon travail, mais encore a bien voulu me

Digitized by Google

fournir tous les matériaux nécessaires, matériaux longs et difficiles à se procurer.

Ces recherches ont été faites sur le lézard ordinaire (*Lacerta agilis*), et si sur le conseil du professeur FOL j'ai choisi comme sujet d'étude un représentant de la classe des Reptiles, c'est que nos connaissances touchant le développement des nerfs crâniens dans cette classe des vertébrés sont pour ainsi dire nulles.

J'ai étudié un certain nombre de stades, cependant je n'ai pu me procurer les stades les plus inférieurs du développement ni des embryons correspondant aux dernières phases de l'évolution embryonnaire du lézard. Les embryons ont été durcis par le liquide de KLEINENBERG (acide picro-sulfurique), puis successivement traités par l'alcool à 70°, 90° et absolu ; ils ont été colorés par le carmin-borax de GRENACHER qui m'a donné de bons résultats. J'ai étudié 9 stades de développement du lézard dont quatre feront plus spécialement l'objet de ce travail, Ces 4 stades seront désignés par les numéros 4, 6, 9, 10, et sont représentés par les figures 1, 2, 3 et 4 de la planche XXVII. Il m'est tout à fait impossible de donner l'âge même approximatif de ces embryons. Un des seuls critériums qui puisse servir à la détermination de l'âge relatif de ces embryons par rapport les uns aux autres étant la longueur, je vais indiquer du moins pour les quatre stades principaux les chiffres exprimant leur longueur en millimètres.

L'embryon du stade n° IV a..	3^{mm} 6	de longueur.
L'embryon du stade n° VI a..	5^{mm} 9	»
L'embryon du stade n° IX a..	9^{mm} 5	»
L'embryon du stade n° X a..	27^{mm} 5	»

La différence que l'on constate entre le stade IX et le stade X peut paraître excessive, mais il faut tenir compte que dans le stade IX la queue est encore enroulée sur

Digitized by Google

elle-même, tandis que dans le X elle est complètement étendue. Si pour ce dernier stade on ne mesure que la longueur du corps proprement dit on trouve comme résultat 14^{mm} 5.

Dans le stade n° IV (voir planche XXVII, fig. 1) la courbure de l'embryon est assez prononcée, la tête est déjà volumineuse par rapport au reste du corps. La vésicule optique et la vésicule auditive sont déjà développées. La fossette olfactive existe, mais elle est encore rudimentaire. On distingue très nettement 4 fentes branchiales et le bourgeon maxillaire commence à se développer. Le cœur et le foie font saillie à la partie supérieure de la face ventrale de l'embryon. Les membres sont représentés par 2 paires de bourgeons latéraux ; les membres antérieurs sont beaucoup plus prononcés que les postérieurs, lesquels sont situés tout à fait à l'arrière du corps à la région caudale et ne sont indiqués que par deux petits bourgeons peu distincts. La queue est courte et repliée contre le corps.

Dans le stade suivant le n° VI (voir planche XXVII, fig. 2) la courbure de l'embryon est encore très prononcée, la tête est volumineuse et son diamètre en hauteur atteint presque les mêmes dimensions que son diamètre antéro-postérieur. Ce qui caractérise surtout ce stade c'est l'augmentation de la flexion crânienne et la prédominance de la vésicule cérébrale moyenne, qui forme le sommet de la tête. L'œil, l'oreille et la fossette olfactive sont plus développés que dans le stade précédent. Les fentes branchiales sont moins visibles et sur l'embryon entier on n'en distingue que deux. Le bourgeon maxillaire s'est agrandi. Le cœur et le foie font toujours saillie à la partie supérieure de la face ventrale de l'embryon. Les bourgeons qui représentent les membres sont plus développés. La queue plus longue est enroulée en spirale.

Digitized by Google

Dans le stade n° IX (voir planche XXVII, fig. 3) la courbure du corps est moins prononcée, la tête est moins volumineuse par rapport au corps que dans le stade précédent; elle s'est un peu redressée, mais la vésicule cérébrale moyenne en occupe toujours le sommet; les yeux font fortement saillie sur les côtés de la tête, ils sont très gros. Les fentes branchiales ont presque complètement disparu. Les membres sont plus accentués, et dans les membres antérieurs on commence à distinguer les doigts. La queue plus longue est toujours enroulée en spirale, mais les tours de spire sont moins serrés. Le cœur et le foie commencent à pénétrer dans la cavité thoracique.

Dans le stade X (voir planche XXVII, fig. 4), qui est le plus avancé de tous ceux que j'ai étudiés, l'embryon prend de plus en plus la forme de l'adulte. La tête s'est redressée et la vésicule cérébrale moyenne se trouve à sa partie postérieure, non plus à son sommet. L'œil est toujours assez volumineux par rapport à la tête. Les paupières se sont développées; les diverses parties de la face se sont constituées. Le corps s'est allongé; la peau présente des rangées de petites écailles. Le cœur et le foie sont contenus dans la cavité abdominale. Les fentes branchiales ne sont plus visibles. Les membres offrent toutes leurs parties constitutives. La queue s'est allongée et déroulée.

Dans le lézard l'encéphale présente les mêmes caractères généraux que chez les autres reptiles, le cerveau antérieur comprend les lobes olfactifs et les hémisphères cérébraux. Les lobes olfactifs sont allongés, assez étroits, et sont continus avec les hémisphères cérébraux, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas séparés de ces derniers par un étranglement, comme c'est le cas chez les chéloniens, par exemple. En outre les ventricules dont ces lobes sont creusés communiquent largement avec les ventricules

Digitized by Google

latéraux. Les hémisphères cérébraux sont assez développés par rapport aux autres parties de l'encéphale; ils sont un peu allongés et ont une forme plus ou moins conique, leur partie postérieure étant plus large que l'antérieure. En arrière des hémisphères et en partie recouvert par eux, se trouve le troisième ventricule, du plancher duquel part l'infundibulum qui vient aboutir au corps pituitaire. La voûte de ce ventricule donne naissance à la glande pinéale qui fait saillie à l'extrémité postérieure de la scissure qui sépare les hémisphères cérébraux. A sa partie antérieure le troisième ventricule communique avec les ventricules latéraux par de petits orifices qui représentent les trous de Monro. Si l'on fait une coupe longitudinale passant par la ligne médiane de l'encéphale d'un lézard, on verra en avant et en arrière du troisième ventricule deux bandes de fibres transversales; l'une l'antérieure forme la commissure antérieure; l'autre la commissure postérieure. De ces deux commissures la première s'étend d'un des hémisphères à l'autre, et paraît être en relation avec une petite éminence, visible à la face interne des ventricules latéraux et représentant les corps striés; la seconde commissure passe à la base de la glande pinéale, au-dessous de la partie antérieure des lobes optiques, et met en relation les pédoncules cérébraux. Le cerveau moyen comprend les lobes optiques et les pédoncules cérébraux. Les lobes optiques sont plus petits que les hémisphères cérébraux, mais sont plus larges à leur face inférieure qu'à leur face supérieure. Ils sont creusés d'une cavité qui communique avec l'aqueduc de Sylvius. Ces lobes optiques chez le lézard ne présentent absolument pas de fissure transversale comme celle que l'on a constatée chez quelques serpents, et en particulier le *boa constrictor*. Le cerveau postérieur se divise en cervelet et en moelle allongée. Le cervelet est peu développé, il est repré-

Digitized by Google

senté seulement par une mince lamelle qui s'élève verticalement droit en arrière des lobes optiques. Cette lamelle est plus épaisse à sa partie médiane que sur ses côtés. La moelle allongée s'élargit à son extrémité antérieure; elle ne continue pas la direction de la moelle épinière, mais s'infléchit vers le bas et forme ainsi avec la moelle épinière un angle assez prononcé. A sa face dorsale se voit le quatrième ventricule qui est relativement large et qui, passant au-dessous de la lame cérébelleuse, se continue par l'aqueduc de Sylvius.

I

Les nerfs crâniens du *Lacerta agilis* sont au nombre de 12 paires : 1° Nerf olfactif; 2° nerf optique; 3° nerf moteur oculaire; 4° nerf trochléaire; 5° nerf trijumeau; 6° nerf abducteur; 7° nerf facial; 8° nerf auditif; 9° nerf glossopharyngien; 10° nerf vague ou pneumogastrique; 11° nerf spinal ou accessoire; 12° nerf hypoglosse. De ces 12 paires de nerfs, deux présentent des caractères spéciaux, ce sont les nerfs olfactifs et les nerfs optiques, qui se développent aux dépens de prolongements ou diverticules des vésicules cérébrales primitives. Quant aux autres nerfs crâniens, ils diffèrent des précédents en ce qu'ils ne sont pas de simples diverticules des vésicules cérébrales; au point de vue de leur mode de formation et de leur développement, ils se rapprochent beaucoup des nerfs spinaux. Deux de ces nerfs, le spinal et l'hypoglosse peuvent même être considérés comme des nerfs spinaux proprement dits; les racines du premier partent de la moelle épinière; les racines du second ne sont pas autre chose que les deux premières paires des nerfs spi-

Digitized by Google

naux. Quant à la position relative des nerfs crâniens le long du tube médullaire, elle varie et même passablement selon que l'on étudie le lézard à son état embryonnaire ou à son état adulte. Ces variations s'expliquent facilement si l'on tient compte que certaines parties du cerveau très développées tout d'abord deviennent à mesure que l'évolution embryologique s'accentue, de moins en moins importantes, tandis que d'autres, d'abord peu prononcées, augmentent de volume et se différencient de plus en plus. En outre la tête n'occupe pas toujours, par rapport au corps, la même position. Dans les embryons très jeunes, chez lesquels la région céphalique est à peine formée, la tête et le corps ne forment ensemble qu'une même ligne droite, mais dans les embryons plus âgés, la tête s'infléchit et son grand axe, l'axe antéro-postérieur, devient alors perpendiculaire au grand axe, l'axe longitudinal du corps de l'embryon et fait même avec celui-ci un angle très aigu. Plus tard la flexion de la tête diminue; celle-ci se redresse si bien que dans les dernières phases du développement elle ne fait plus avec le corps d'angle appréciable, et continue simplement la direction de ce dernier. Enfin, il faut aussi tenir compte que le développement de la face entraîne le refoulement des diverses parties de l'encéphale, et contribue ainsi à modifier la position relative des nerfs crâniens le long du tube médullaire. Les nerfs crâniens naissent soit du cerveau antérieur, soit du cerveau moyen, soit du cerveau postérieur. Le cerveau antérieur donne naissance au nerf olfactif et au nerf optique, le cerveau moyen au nerf moteur oculaire et au nerf trochléaire; du cerveau postérieur partent toutes les autres paires, à l'exception du spinal et de l'hypoglosse qui partent de la moelle épinière. Les nerfs crâniens des lézards sont beaucoup plus distincts, beaucoup plus séparés que ceux des amphibiens et des pois-

Digitized by Google

sons. Le nerf glossopharyngien et le nerf spinal peuvent s'unir par des commissures avec le pneumogastrique, mais ils ne constituent pas comme chez les amphibiens de simples branches de ce nerf et ils possèdent des racines indépendantes. De même aussi le facial est complètement indépendant du trijumeau, et les nerfs moteurs de l'œil ne se rattachent plus au trijumeau, mais ont une origine distincte. En somme chaque nerf crânien se rattache au tube médullaire par une racine indépendante; cependant le facial et l'auditif, du moins pendant l'état embryonnaire, ont une origine commune. — Je vais maintenant passer à la description des nerfs crâniens du lézard. Comme je n'ai pu étudier les phases les plus primitives du développement embryonnaire, il me sera impossible pour beaucoup de ces nerfs de fixer même approximativement la date de leur première apparition.

Première paire. Nerfs olfactifs.— (Voir planche XXVIII, fig. 2 à 4.) Dans le stade n° 4 les nerfs olfactifs proprement dits ne sont pas encore développés; ils sont représentés par les vésicules olfactives qui sont de simples expansions des hémisphères cérébraux. Les vésicules olfactives communiquent largement avec la première vésicule cérébrale, elles sont encore très peu volumineuses, et dans ce stade elles ne donnent pas encore naissance à des faisceaux de fibrilles nerveuses. Ces vésicules sont situées à la partie antérieure de la région céphalique, en avant de l'œil; elles reposent plus ou moins sur les fosses nasales. Celles-ci sont représentées par une simple dépression de l'épiblaste. Cette dépression est peu profonde, mais ses parois sont passablement épaisses. Les fosses nasales sont situées un peu sur les côtés de la partie antérieure de la tête. Toutefois dans ce stade les fosses nasales commencent à se différencier, car l'on voit à la base de la dépression épiblastique principale se for-

Digitized by Google

mer une seconde petite dépression qui est une dépendance de la première. Au point de vue histologique les parois des fosses nasales sont constituées par une accumulation de petites cellules arrondies. Les deux fosses nasales ne sont pas en communication l'une avec l'autre.

Dans le stade VI les fosses nasales ont une structure plus compliquée que dans le stade précédent. La dépression est devenue beaucoup plus profonde, elle s'est allongée et se dirige obliquement de bas en haut et d'arrière en avant. A leur partie inférieure, les fosses nasales se continuent par un sillon nasal qui vient aboutir à l'entrée de la cavité buccale. A la base de la première dépression s'en est formée une seconde déjà visible dans le stade précédent. Cette seconde dépression communique avec la première; elle est peu profonde, ses parois sont très épaisses. Les vésicules olfactives sont plus volumineuses que dans le n° IV, elles s'étendent jusqu'au bord antérieur de la tête et les fosses nasales sont situées droit au-dessous d'elles. De la partie la plus antérieure de ces vésicules partent des faisceaux de fibres nerveuses. Ces faisceaux sont parsemés de cellules qui présentent tous les caractères de cellules mésodermiques. Elles sont distribuées sur toute la longueur du nerf, cependant elles sont surtout accumulées à sa base, c'est-à-dire à l'origine de celui-ci. Les faisceaux du nerf olfactif sont au nombre de deux. Ils ne sont pas tout à fait situés sur un même plan vertical. Ils sont assez épais et se dirigent obliquement de haut en bas et d'avant en arrière. Le faisceau antérieur vient se ramifier sur les parois de la première dépression; le faisceau postérieur se ramifie principalement sur les parois de la seconde ou petite dépression postérieure, et envoie aussi des filets nerveux à la dépression principale. — Les nerfs olfactifs ne sont pas un simple prolongement des vésicules olfactives; sur des coupes

Digitized by Google

transversales et longitudinales on voit que ces nerfs sont pleins et qu'ils se développent aux dépens d'une couche nerveuse, qui limite aussi bien les hémisphères cérébraux que les vésicules olfactives.

Dans un stade un peu plus avancé que le VI, mais dont les fosses nasales diffèrent fort peu de celles du stade précédent au point de vue de la structure générale, les vésicules olfactives émettent à leur partie antérieure deux faisceaux de fibres nerveuses représentant le nerf olfactif. Ces faisceaux renferment dans toute leur longueur des cellules mésodermiques qui serviront plus tard à la formation des parties de la fibre nerveuse enveloppant le cylindre-axe, la myéline et le névrilème. Comme dans le stade VI ces cellules sont surtout accumulées à la racine du nerf. Les deux faisceaux du nerf olfactif ont une origine commune. De la partie supérieure de cette racine commune part le premier faisceau qui se dirige en bas, un peu en arrière, et se ramifie en un certain nombre de petites branches qui aboutissent à la paroi du bord antérieur des fosses nasales. De la partie inférieure de la racine commune part le second faisceau, situé en arrière du premier, il se dirige parallèlement à lui et vient aboutir au bord postérieur des fosses nasales. — Dans le stade IX les dépressions qui constituent les fosses nasales sont plus profondes et un peu plus différenciées que dans les stades précédents. Sur des coupes longitudinales elles se présentent sous forme de petits sacs allongés qui inférieurement se continuent par un court canal venant s'ouvrir dans la cavité buccale, et qui antérieurement viennent déboucher à l'extérieur par une fente étroite. Les fosses nasales se composent dans ce stade comme dans les autres de deux dépressions, dont l'une plutôt allongée, peu large, s'étend obliquement de bas en haut et d'arrière en avant; elle reçoit de nombreuses ramifications du nerf olfactif, et

Digitized by Google

représente l'organe de l'olfaction proprement dit. A la partie inférieure et postérieure de cette première dépression, se voit la seconde qui est peu profonde et a une forme vésiculeuse. Sur des coupes transversales on constate que cette seconde dépression, dont les parois sont beaucoup plus épaisses que celles de la première, s'est développée à la face interne de celle-ci et communique avec elle assez largement. Cette vésicule reçoit aussi des ramifications du nerf olfactif, Les fosses nasales sont séparées l'une de l'autre par une lame de cellules mésodermiques, qui est la première ébauche de la lame ethmo-vomérienne. Les vésicules olfactives sont dans ce stade assez volumineuses, elles communiquent encore largement avec la vésicule cérébrale antérieure, et viennent s'étendre jusque droit au-dessus des fosses nasales. De la partie antérieure de ces vésicules partent des faisceaux de fibres qui se divisent en trois groupes principaux. Le premier est mince, grêle, et envoie ses rameaux au bord supérieur et antérieur de la première dépression des fosses nasales. Le second ou faisceau médian se ramifie sur le bord postérieur de cette première dépression. Le troisième faisceau ou le plus postérieur est le plus volumineux de tous ; il se divise en deux branches principales, dont l'une se ramifie sur le bord antérieur, l'autre sur le bord postérieur de la seconde dépression en forme de vésicule des fosses nasales. Tous ces trois faisceaux ont une origine commune, ils renferment tous à côté de fibres nerveuses très fines des cellules mésodermiques; ils se dirigent parallèlement les uns aux autres, en obliquant légèrement de haut en bas et d'avant en arrière. Sur des coupes transversales, les faisceaux du nerf olfactif se montrent presque exclusivement formés de fibres et avec de forts grossissements paraissent se décomposer en faisceaux secondaires. Les cellules mésodermiques que l'on rencontre dans ces fais-

Digitized by Google

ceaux, sont plutôt disposées à la périphérie. — Dans le stade X, qui est le plus avancé de tous ceux que j'ai étudiés, les fosses nasales, par leur structure complexe, se rapprochent passablement de ce que l'on rencontre dans l'adulte; elles sont séparées l'une de l'autre par une lame cartilagineuse épaisse, qui représente la lame ethmo-vomérienne. Elles communiquent avec l'extérieur par un canal venant déboucher à la partie antérieure de la face un peu sur les côtés. Comme dans ce stade, le palais est en grande partie développé, les fosses nasales se prolongent en arrière par un assez long canal qui vient aboutir à l'arrière-bouche. Sur des coupes longitudinales elles se présentent sous forme de fentes plus larges et à parois plus épaisses à leur extrémité supérieure. Ces fentes sont très allongées, elle sont situées en avant de l'œil, et se dirigent presque verticalement, mais leurs extrémités se recourbent en avant. Un peu en dessous de l'extrémité inférieure des fentes nasales, on distingue une cavité qui, au point de vue de sa position et de sa structure, correspond exactement à la dépression en forme de vésicule signalée dans les stades précédents. Cette cavité plus ou moins sphérique est plus interne que les fentes nasales proprement dites. Elle ne communique pas avec ces dernières, comme dans le stade IX. Ses parois sont épaisses, et cette cavité vient s'ouvrir dans l'arrière-bouche. Les fentes nasales représentent l'organe de l'olfaction. Quant à ces vésicules qui se développent aux dépens des fosses nasales et qui s'en séparent plus tard, elles représentent les organes de Jacobson. Les vésicules olfactives ont pris dans ce stade une forme allongée, la cavité dont elles étaient creusées s'est beaucoup rétrécie, mais elle communique toujours assez largement avec les ventricules latéraux des hémisphères cérébraux; les parois de ces vésicules olfactives se sont un peu épaissies, elles se con-

Digitized by Google

tinuent avec celles des hémisphères et se composent comme elles d'une forte couche de fibres nerveuses, dans laquelle sont disséminées de petites cellules en plus ou moins grande abondance. Ces vésicules ou lobes olfactifs sont renflées à leur partie antérieure, et se rattachent aux hémisphères par un pédoncule plus étroit, comme chez l'adulte. Le nerf olfactif est représenté par un certain nombre de faisceaux de fibres qui partent des lobes olfactifs. Ces faisceaux viennent se ramifier sur les bords externe et interne des fosses nasales, les uns se rendant à leur extrémité supérieure, les autres à leur extrémité inférieure. D'autres faisceaux du nerf olfactif se dirigent plus en bas, obliquent un peu en avant et se ramifient sur les parois de la cavité sphérique, située à la partie inférieure de l'appareil olfactif. Sur des coupes transversales on voit très bien que ces faisceaux nerveux ne sont pas de simples prolongements des lobes olfactifs : une partie d'entre eux longe les faces externe et interne des lobes, et on peut les suivre sous forme d'une mince bande nerveuse qui finit par se perdre dans les parois soit des lobes soit des hémisphères. D'autres de ces faisceaux, au lieu de longer les lobes, partent directement de l'extrémité antérieure de ceux-ci. Dans ce stade, les faisceaux du nerf olfactif sont presque exclusivement constitués de fibres ; on y distingue toujours quelques cellules, mais ces dernières sont en moins grande proportion que dans les stades précédents.

Je n'ai pu étudier les premières phases du développement du nerf olfactif, mais d'après les observations que j'ai pu faire, les fibres de ce nerf naissent du cerveau antérieur, des vésicules olfactives. Ces vésicules chez le lézard apparaissent d'assez bonne heure et se présentent comme deux petits diverticules creux qui se développent à la face inférieure de la partie antérieure de la première

Digitized by Google

vésicule cérébrale. C'est des côtés de ces diverticules et des côtés de la première vésicule que me paraissent provenir les fibres du nerf olfactif, sous forme de fines bandes de fibres venant émerger à la partie antérieure des vésicules. Cette manière de voir ne concorde pas tout à fait avec les données de MARSHALL sur le développement de l'olfactif chez le poulet, puisque d'après cet auteur il n'existe pas chez le poulet de lobe olfactif creux dérivant de la vésicule antérieure du cerveau et que le nerf olfactif se développerait aux dépens de la crête neurale ou cordon intermédiaire de *His* (?) Cette crête neurale selon MARSHALL s'étendrait jusqu'au niveau de la région des vésicules optiques, par conséquent jusque sur le cerveau antérieur. Cette observation de MARSHALL n'a été acceptée par BALFOUR dans son traité d'embryologie comparée qu'avec beaucoup de réserves, et il admet que les soi-disant racines nerveuses que MARSHALL fait dériver de la côte neurale ne sont pas autre chose que des portions de l'épiblaste externe. — Du reste, KÖLLIKER dans son Embryologie ne paraît pas non plus se ranger à l'opinion de MARSHALL, il n'admet pas sans grande hésitation que l'on fasse provenir l'olfactif de la portion de la crête neurale s'étendant sur le cerveau antérieur et déclare avoir aussi observé chez le lapin au niveau des vésicules optiques et au point où s'était effectué la suture cérébrale des replis et des sortes d'excroissances auxquels il n'attribue pas une importance particulière et qu'il ne considère en tout cas pas comme des racines nerveuses en voie de formation. Ainsi l'opinion de MARSHALL sur l'origine de l'olfactif déjà mise en doute par BALFOUR et par KÖLLIKER ne se vérifie pas autant que j'ai pu l'observer, du moins chez le lézard. Dans ce type ce nerf se développerait aux dépens des parois des vésicules olfactives et aussi des parois du cerveau antérieur. Ce nerf paraît un peu tardive-

Digitized by Google

ment; il n'est pas encore distinct que la grande majorité des autres nerfs crâniens sont déjà visibles et en particulier, le nerf optique, le moteur oculaire, le trijumeau, l'auditif et facial, le pneumogastrique.

Deuxième paire. Nerf optique. — Chez le lézard, le nerf optique se forme de la même manière que chez les autres vertébrés, c'est-à-dire qu'il se développe en partie aux dépens du pédicule des vésicules optiques. Ces vésicules sont constituées par des bourgeonnements latéraux de la vésicule cérébrale antérieure et les pédicules qui les rattachent au cerveau antérieur sont d'abord courts et larges. Bientôt les vésicules optiques deviennent de plus en plus latérales; leurs pédicules s'allongent, se rétrécissent, ils forment les nerfs optiques primitifs. Ces pédicules, dans les phases embryonnaires inférieures sont creux, mais plus tard leur cavité se remplit par un épaississement des parois. Les fibres nerveuses apparaissent dans les pédicules quand ceux-ci sont encore en partie creux. Il est plus que probable, comme l'a fait remarquer Balfour, que quelques-unes de ces fibres naissent par différenciation des cellules épithéliales qui constituaient le nerf optique primitif. Les fibres du chiasma se montrent déjà d'assez bonne heure.

Dans le stade IV le nerf optique sort à la face inférieure du cerveau antérieur; il est alors presque exclusivement formé de fibres nerveuses, il se dirige latéralement un peu en arrière et en bas et après un court trajet vient aboutir au bord postérieur et externe du globe oculaire où il pénètre et s'épanouit. Dans ce stade le pédicule est encore en partie creux; ses parois sont assez épaisses mais renferment presque exclusivement des cellules. Si l'on étudie des coupes transversales on voit que les nerfs optiques partent de chaque côté du cerveau antérieur et de la partie postérieure de celui-ci, mais dans ce

Digitized by Google

stade le chiasma n'est pas encore formé. — Dans le stade VI les nerfs optiques sont plus développés que dans le précédent, on les voit sortir du plancher du cerveau antérieur à l'extrémité d'une petite dépression de ce plancher. Si l'on fait des coupes transversales de ces nerfs, on remarque que leur cavité centrale s'est complètement oblitérée. A leur point d'émergence du cerveau ils sont exclusivement constitués par des fibres nerveuses, mais pendant leur trajet des centres nerveux au globe oculaire les cellules viennent s'ajouter aux fibres. Ces cellules se trouvent surtout à la périphérie et constituent comme une sorte d'enveloppe au nerf. Après leur sortie du cerveau, les nerfs optiques se dirigent latéralement, obliquent un peu en bas et en arrière et viennent aboutir à la face interne de l'œil, plus près du bord postérieur que de l'antérieur. Ils pénètrent dans le globe oculaire et s'y épanouissent en une fine couche de fibres nerveuses s'étalant à la face interne de la rétine. Si l'on étudie des coupes transversales de la tête d'un embryon de ce stade, on voit que les nerfs optiques partent de l'extrémité postérieure du cerveau antérieur. A leur point de départ les fibres de ces nerfs s'entrecroisent en partie et commencent à former un chiasma. Les fibres du chiasma optique ne sont pas entremêlées de cellules. En même temps que le nerf optique, on voit dans l'œil une bande de cellules mésodermiques qui se termine dans la cavité du globe oculaire, sous forme d'un petit amas cellulaire conique, de la base duquel les fibres du nerf optique rayonnent en tous sens. Cet amas cellulaire représente un peigne rudimentaire. — Dans le stade suivant le n° IX, l'œil et le nerf optique ont acquis une structure plus complexe. Le nerf part toujours du plancher du cerveau antérieur, il est volumineux. Sur des sections transversales il est, du moins à son point d'émergence des centres nerveux, uniquement composé

Digitized by Google

de fibres très fines; pendant son trajet de petites cellules un peu fusiformes viennent s'ajouter à ces fibres et constituent au nerf une sorte de revêtement plus ou moins épais. Toutefois, ces cellules ne se rencontrent pas seulement à la périphérie du nerf mais sont aussi disséminées dans son épaisseur. — Les nerfs optiques dans ce stade comme dans les précédents se dirigent latéralement un peu en bas et en arrière, avant de pénétrer à la face interne de l'œil et de s'y épanouir en une mince couche de fibres nerveuses tapissant intérieurement la rétine. Les coupes transversales de la tête d'un embryon de ce stade sont beaucoup plus favorables pour l'étude des nerfs optiques que les coupes longitudinales. Sur ces coupes transversales on voit que le cerveau présente à son plancher des parois passablement épaisses. Ces parois sont à leur partie interne essentiellement composées de cellules entremêlées de fibres tandis que leur partie externe est uniquement constituée par des fibres nerveuses. En un point de ce plancher, correspondant à peu près à la moitié de la hauteur du globe oculaire et au bord postérieur de celui-ci, la cavité de la vésicule cérébrale se rétrécit et les deux parois du cerveau se rapprochent puis finissent par se toucher, divisant ainsi cette portion du plancher en deux parties: une partie antérieure dont la cavité a la forme d'un lozange et une partie postérieure sensiblement plus allongée. Bientôt ces deux parties sont complètement séparées l'une de l'autre et les parois de chacune d'elles sont formées intérieurement de cellules entremêlées de fibres, extérieurement uniquement de fibres. La couche de fibres du bord postérieur de la cavité antérieure et celle du bord antérieur de la cavité postérieure se touchent de manière à constituer une épaisse et large lame de fibres nerveuses. En même temps les deux cavités antérieure et postérieure subissent quelques chan-

Digitized by Google

gements, l'antérieure surtout. La cavité postérieure diminue de longueur et prend une forme arrondie. Quant à l'antérieure elle s'aplatit et s'étire latéralement; puis de la partie médiane de son bord postérieur s'avance un petit amas cellulaire qui vient aboutir à la paroi antérieure et cette cavité se trouve par ce fait divisée en deux petites cavités latérales lesquelles ne tardent pas à disparaître. Alors la cavité antérieure primitive n'est plus représentée que par une bande dirigée transversalement et formée par la réunion de ces parois antérieure et postérieure. Pendant que ces changements s'accomplissent la lame de fibres s'est aussi modifiée; les fibres qui la constituent sont dirigées transversalement. A mesure que les parois de la base du cerveau se rapprochaient pour diviser sa cavité en deux cavités secondaires, les fibres externes de ces parois s'infléchissaient de plus en plus en dedans et lorsque les deux cavités se furent formées ces fibres s'infléchirent encore davantage et finirent par passer, les fibres de la paroi gauche du côté droit, celles de la paroi droite du côté gauche. Ce sont les fibres antérieures de la lame qui constituent le chiasma des nerfs optiques, puis elles se portent latéralement à droite et à gauche et viennent aboutir à l'œil. En sortant du chiasma les fibres s'entourent de cellules et une grande partie de cette couche cellulaire périphérique est due à l'allongement de la bande transversale qui représente la cavité antérieure secondaire. Cette bande accompagne le nerf optique jusqu'au globe oculaire. Elle n'est probablement pas autre chose que le reste du pédicule ou nerf primitif de la vésicule optique. Comme dans le stade précédent, il pénètre dans le globe de l'œil, en même temps que le nerf, une masse cellulaire de forme conique qui fait saillie dans la cavité de l'œil et qui représente le peigne, lequel est assez développé chez les sauriens adultes. De la partie

Digitized by Google

antérieure, c'est-à-dire du sommet du peigne conique, part un vaisseau sanguin qui traverse le corps vitré et se dirige vers le cristallin. — Dans le stade X l'œil, quoique volumineux encore par rapport à la tête, possède déjà toutes les parties qui le constituent à l'état adulte. Le nerf optique n'occupe plus la même position que dans les stades précédents ; par le développement des différentes parties de la face, les centres nerveux ont été refoulés et s'étendent le long du bord postérieur de la tête et non plus comme auparavant le long du bord supérieur. Par suite de ce refoulement et de ce redressement des centres nerveux, le cerveau ne se trouve plus au-dessus et même en avant du globe oculaire, mais en arrière. Le nerf optique s'est déplacé et on le voit sortir de la face ventrale du cerveau à la partie tout à fait postérieure de celui-ci. Il se dirige latéralement en obliquant en avant et un peu en haut. Ce nerf est volumineux ; il renferme d'abord exclusivement des fibres nerveuses, puis s'entoure d'une couche de cellules dont quelques-unes pénètrent dans sa masse. Il vient aboutir près du bord postérieur de la face interne de l'œil, pénètre dans cet organe et s'y épanouit. — Dans ce stade, le chiasma des nerfs optiques est bien développé. En étudiant sa fonction sur des coupes transversales, on voit qu'il se constitue aux dépens des fibres externes de la paroi du cerveau antérieur. Au point de la face ventrale de ce cerveau qui correspond au chiasma, cette couche fibreuse externe augmente passablement d'épaisseur, les fibres de ces parois s'infléchissent en dedans et viennent se croiser sur la ligne médiane. En même temps, une grande partie de la couche interne des parois, composée essentiellement de cellules entremêlées de fibres, se sépare à la face ventrale, s'étale et contribue à former, avec des cellules mésodermiques, le revêtement du nerf optique. Dans ce stade le peigne est aussi

Digitized by Google

plus développé; il pénètre dans l'œil avec le nerf optique et se présente comme une petite masse conique qui fait saillie dans le globe oculaire. Du sommet de ce peigne partent des prolongements vasculaires et en particulier un vaisseau sanguin assez gros qui traverse la cavité de l'œil et se dirige vers le cristallin. L'œil a des parois relativement épaisses, la cornée transparente, l'iris, les procès ciliaires sont visibles; la sclérotique est représentée par une couche de cellules mésodermiques située à la périphérie du globe oculaire. A ce stade du développement du lézard, la rétine se compose d'une série de couches concentriques qui sont de l'intérieur à l'extérieur : 1° une fine couche limitante interne; 2° une couche assez épaisse constituée par les fibres du nerf optique qui sont disposées transversalement, à mesure que l'on re rapproche du bord externe de l'œil cette couche des fibres optiques s'amincit et finit par disparaître; 3° une couche de cellules relativement volumineuses et à noyaux bien distincts, ces cellules sont arrondies ou plutôt un peu allongées; 4° une couche plus claire non colorée par le carmin-borax; elle ne renferme pas de cellules ou en tout cas très peu et paraît être constituée par une masse de très fines granulations; 5° une couche épaisse de cellules dont les internes sont un peu plus grosses que les externes et en outre plus arrondies, tandis que les externes sont plus fusiformes; 6° une très fine couche plus claire renfermant moins de cellules que la couche précédente, et entre lesquelles on distingue comme dans la couche 3° de petites granulations; 7° une mince couche de petits corps allongés qui ne sont que des cellules modifiées. Ces petits corps sont placés parallèlement les uns aux autres et ont leur grand axe disposé selon les rayons de la circonférence représentée par une section transversale de l'œil. Cette couche n'est qu'une dépen-

Digitized by Google

dance de la couche 5° et les éléments qu'elle renferme ne sont probablement pas autre chose que les bâtonnets et les cônes. A l'extérieur de cette dernière couche on en distingue une très fine qui correspond à la couche limitante interne et qui sépare la rétine de la choroïde, c'est la couche limitante externe. Toutes ces différentes couches sont traversées par de fines fibres qui vont en rayonnant de la face interne à la face externe de la rétine. Ces fibres sont certainement des dépendances des cellules rétiniennes.

En résumé, le nerf optique est dans les premières phases du développement représenté par les pédicules des vésicules optiques, pédicules qui sont tout d'abord creux et qui constituent les nerfs optiques primitifs. Chez les mammifères, en même temps que la vésicule optique secondaire se forme, le nerf optique primitif subit, lui aussi, une invagination par laquelle la paroi inférieure du pédicule étant refoulée contre la supérieure, le nerf prend l'aspect d'une gouttière; chez le poulet, le nerf optique primitif est aussi invaginé. Chez les lézards, j'ai aussi observé, en faisant des sections transversales des pédicules, que dans les très jeunes embryons ceux-ci se présentent, du moins près de leur point d'immergence dans les vésicules optiques, sous forme d'un croissant dont les extrémités sont assez fortement recourbées. Plus tard les pédicules se remplissent par un épaississement de leur paroi. Les nerfs optiques primitifs ne se transforment pas purement et simplement en nerfs optiques proprement dits. Sur des coupes transversales de la tête de jeunes embryons on voit que les fibres du nerf optique définitif naissent des parois de la partie postérieure de la vésicule cérébrale antérieure. Arrivées à la base, c'est-à-dire au plancher de cette vésicule cérébrale, les fibres optiques viennent se rencontrer sur la ligne médiane et s'entre-

Digitized by Google

croisent complètement pour constituer un chiasma. Puis ces fibres se dirigent latéralement à partir du chiasma, accompagnent et pénètrent dans les pédicules optiques; elles sont d'abord relativement peu abondantes, mais leur nombre augmente de plus en plus et elles finissent par envahir la presque totalité du pédicule. Le nerf optique ainsi constitué est enveloppé par une couche de cellules un peu allongées qui représente le pédicule primitif; en outre, quelques-unes de ces cellules sont disséminées dans toute son épaisseur. Mais les deux extrémités du nerf sont toujours dépourvues de cellules, c'est-à-dire d'un côté les tractus optiques et le chiasma, de l'autre, la partie du nerf qui a pénétré dans le globe oculaire et dont les fibres constituent la couche numéro 2 de la rétine. Ainsi les fibres du nerf optique se développent des centres nerveux vers l'œil. Ce fait est d'autant plus admissible que l'on peut facilement reconnaître sur des coupes de jeunes embryons l'existence des tractus optiques alors même que les pédicules ne renferment pas encore de fibres et sont complètement creux. Mais ces tractus, du moins dans les premières phases du développement, ne paraissent pas se croiser sur la ligne médiane et le chiasma proprement dit n'est donc pas encore formé. Lorsque le chiasma a pris naissance, les fibres s'étendent sur une plus grande partie de la longueur des pédicules et bientôt pénètrent jusque dans le globe de l'œil. Là aussi, on les voit suivre un développement centrifuge puisqu'elles commencent par ne se trouver que près du point d'immergence du nerf dans l'œil et ce n'est que plus tard qu'elles s'étendent jusqu'à la partie externe de cet organe. C'est du reste ce que MIHALKOVICS avait déjà observé chez le poulet et W. MUELLER chez le *Petromyzon*. Quant à cette couche de cellules qui entoure le nerf optique, arrivée à un certain degré de développement, elle

Digitized by Google

représente donc le pédicule primitif, et elle est formée de cellules appartenant à l'ectoderme puisqu'elles dérivent des parois du tube médullaire. Ce n'est que plus tard qu'à ces cellules viennent s'en ajouter d'autres appartenant au mésoderme. Comme on vient de le voir les fibres du nerf optique prennent naissance par l'intermédiaire du chiasma et des tractus optiques dans les parois de la partie supérieure et postérieure du cerveau antérieur ; mais il est fort probable que si la grande majorité des fibres de ce nerf ont cette origine, une partie du moins de celles-ci se forment directement aux dépens des cellules épithéliales qui constituent les parois du pédicule optique ; on ne pourrait guère expliquer autrement l'augmentation rapide et assez considérable du nombre des fibres de ce nerf, et d'un autre côté l'amincissement toujours plus grand des parois des pédicules. La diminution très marquée du nombre des cellules épithéliales formant les parois du nerf optique primitif a certainement pour cause leur différenciation en fibres nerveuses.

Troisième paire. Nerf moteur oculaire. — (Voir planche XXVIII, fig. 1 à 4.) Le nerf moteur oculaire est très difficile à observer dans les premières périodes du développement embryonnaire, mais bientôt il devient un nerf important et d'une longueur assez considérable. Dans le stade IV le moteur oculaire est très facilement reconnaissable. Sur des coupes transversales aussi bien que sur des coupes longitudinales on le voit naître sur les côtés de la base du cerveau moyen. Les fibres qui le constituent partent de la substance blanche ou de la couche fibrillaire des parois du cerveau moyen et paraissent venir se terminer dans les cellules nudullaires formant la couche interne de ces parois. La racine du nerf oculo-moteur est relativement assez volumineuse, elle a une forme plus ou moins triangulaire et un aspect tout

Digitized by Google

à fait ganglionnaire. Les cellules qui sont accumulées dans la racine sont arrondies; elles ont un petit noyau bien distinct et par tous leurs caractères se rapprochent beaucoup des cellules médullaires. Il est très difficile dans cette phase de l'évolution du nerf de déterminer exactement si le petit amas cellulaire de sa racine est réellement ganglionnaire, ou si ces cellules, de même que celles qui sont disséminées dans toute la longueur du moteur oculaire, ne servent pas plutôt à la formation de la myéline et du névrilème des fibres. Après sa sortie du cerveau moyen ce nerf descend presque verticalement, puis il se porte un peu de côté, se recourbe en avant, suit une direction horizontale et vient aboutir près de la partie postérieure et interne de l'œil au bord postérieur de la première cavité céphalique. On distingue au point où vient se terminer l'oculo-moteur comme un petit amas cellulaire qui représente peut-être le ganglion ciliaire, ganglion qui est nettement reconnaissable dans le stade suivant n° VI. Dans le stade IV il n'existe pas encore de branche de communication entre la cinquième et la troisième paire de nerfs crâniens. De plus, je n'ai pu suivre les fibres du moteur oculaire au delà de ce qui paraît représenter le ganglion ciliaire, de sorte que la branche de ce nerf aux muscles inférieurs de l'œil n'est pas formée non plus que celle désignée par Marshall sous le nom de branche ophtalmique de la troisième paire. Dans le stade n° VI le moteur oculaire est plus développé que dans le stade précédent; il naît à la partie médiane du plancher du cerveau moyen près du point où la flexion cérébrale s'est produite. Sa racine est large, triangulaire et a une apparence tout à fait ganglionnaire. De nombreuses cellules sont aussi disséminées dans l'épaisseur de nerf durant tout son trajet, mais elles sont plus fusiformes que celles de la racine qui sont plutôt arrondies et ont beaucoup de

Digitized by Google

rapport avec les cellules médullaires. Les fibres de la racine après avoir traversé la couche externe fibrillaire des parois du cerveau moyen viennent se terminer dans la couche cellulaire interne.

Du plancher du cerveau moyen le moteur oculaire descend à peu près verticalement, il se porte latéralement en obliquant légèrement d'arrière en avant, puis il se recourbe toujours plus en avant, devient horizontal et un peu en arrière de l'œil rencontre sur son trajet un petit ganglion qui est le ganglion ciliaire (voir planche XXVIII, fig. 2 et planche XXX, fig. 2). De là le nerf continue à suivre sa direction primitive, longe le bord postérieur et interne du globe oculaire, passe au-dessous du nerf optique et vient aboutir à une petite masse musculaire qui deviendra plus tard le muscle droit inférieur. Le ganglion ciliaire est plus ou moins sphérique; il est un peu allongé dans le sens transversal et se compose de cellules sphériques renfermant un noyau bien distinct et de fines granulations. A côté de ces cellules on distingue dans ce ganglion de fines fibres nerveuses. La branche de l'oculomoteur désignée sous le nom de branche ophtalmique de la troisième paire, paraît être fort peu développée dans ce stade. On voit partir de la face antérieure du ganglion ciliaire un mince faisceau de fibres qui, d'abord horizontal, remonte un peu le long du bord postérieur et interne de l'œil, puis passe derrière cet organe où il ne tarde pas à se perdre. Comme dans l'étude de stades postérieurs, ce faisceau de fibres partant de la partie antérieure du ganglion ciliaire doit être assimilé au ramus ophthalmicus profundus qui dans ce stade du moins est peu marqué. En étudiant des coupes longitudinales on voit que le ganglion ciliaire est en relation avec le trijumeau ou nerf de la cinquième paire, mais cette relation ne s'établit pas par une branche spéciale du trijumeau ayant comme origine

Digitized by Google

le ganglion de Gasser; elle se fait par un petit rameau dépendant de la branche ophtalmique de la cinquième paire, sur lequel je reviendrai en étudiant le trijumeau. Dans le stade IX le moteur oculaire présente à peu près les mêmes dispositions générales que dans le stade précédent, mais ses diverses branches sont mieux marquées. Il naît du plancher du cerveau moyen juste au sommet de l'angle formé par la flexion qu'ont subies les vésicules cérébrales antérieure et moyenne. Sa racine est moins volumineuse, moins large que dans les stades précédents, elle a toujours une forme un peu triangulaire, mais est beaucoup moins distincte du reste du nerf que dans les numéros IV et VI. Cette racine renferme encore de nombreuses cellules arrondies présentant les mêmes caractères que les cellules médullaires; elle a donc un aspect ganglionnaire, quoique cet aspect soit moins prononcé que dans les stades précédents. Durant tout son trajet le moteur oculaire présente aussi de nombreuses cellules disséminées dans son épaisseur, mais celles-ci sont généralement un peu allongées, fusiformes et leur grand axe est disposé dans le sens même de la longueur du nerf. Ces cellules sont plus abondantes dans la partie basilaire du nerf que dans sa partie terminale. Après sa sortie du cerveau moyen, le moteur oculaire se dirige presque verticalement en bas; il devient plus superficiel et arrivé à peu près à la hauteur du point où le nerf optique vient pénétrer dans le globe oculaire, il se recourbe en avant, prend une direction horizontale et rencontre en arrière de l'œil le ganglion ciliaire. Puis les fibres du nerf continuent leur trajet primitif, elles longent le bord interne et inférieur de l'œil, passent au-dessous du nerf optique, se redressent légèrement et se rendent aux muscles inférieurs de l'œil. Le ganglion ciliaire est situé près du bord postérieur et interne de l'œil. Il a une forme arrondie plutôt

Digitized by Google

un peu elliptique. Ces cellules ganglionnaires ont les mêmes caractères que dans le stade précédent. La branche ophtalmique de la troisième paire n'est pas non plus bien développée; elle est représentée par un mince filet nerveux partant du ganglion ciliaire et se dirigeant d'abord horizontalement, puis elle remonte un peu, passe derrière le globe oculaire et paraît se diriger vers la partie antérieure de la tête. Cette branche de l'oculo-moteur est beaucoup plus mince, étroite et beaucoup plus difficile à suivre que celle plus inférieure qui se rend aux muscles inférieurs de l'œil. Elle paraît se continuer avec la branche ophtalmique de la cinquième paire, toutefois, ce point exigerait encore de nouvelles études. Avant de rencontrer le ganglion ciliaire le moteur oculaire envoie un petit rameau nerveux à une masse musculaire qui deviendra plus tard probablement le muscle droit interne. Le nerf de la troisième paire est en relation avec celui de la cinquième paire par le ganglion ciliaire. En effet, sur des coupes longitudinales et aussi sur des coupes transversales, on voit que le trijumeau émet un rameau qui vient aboutir au ganglion ciliaire. Mais dans ce stade comme dans le précédent, il n'existe pas de branche spéciale de la cinquième paire partant du ganglion de Gasser pour se rendre au ganglion ciliaire; la branche de communication entre le trijumeau et le moteur oculaire n'est qu'une dépendance de la branche ophtalmique de la cinquième paire. Dans le stade X la position relative du moteur oculaire s'est modifiée par suite du redressement qu'ont subi les centres nerveux. Ce nerf sort à la face centrale du cerveau moyen près du point de séparation de celui-ci d'avec le cerveau postérieur. Il naît un peu en arrière du nerf optique. La face ventrale du cerveau moyen est légèrement bombée et à sa partie inférieure on remarque une dépression assez profonde qui la sépare

Digitized by Google

du cerveau postérieur. Cette dépression a la forme d'un angle dont le sommet est tourné du côté dorsal, et l'ouverture du côté ventral. C'est au sommet de cet angle que se trouve la racine du moteur oculaire. Celle-ci est beaucoup moins marquée que dans les stades précédents; elle n'est presque plus distincte du reste du nerf et a perdu son apparence ganglionnaire. Les fibres de ce nerf pénètrent dans la substance blanche du cerveau moyen et se perdent dans cette couche fibrillaire; je n'ai pu suivre leur trajet jusqu'aux cellules médullaires. L'oculomoteur après sa sortie des centres nerveux se dirige d'abord presque horizontalement et suit le côté postérieur de l'angle représentant la dépression, puis arrivé à l'ouverture de l'angle il se recourbe un peu vers le bas, se porte latéralement et vient aboutir au ganglion ciliaire situé près du bord interne et inférieur de l'œil. De ce ganglion le nerf continue son trajet, il se dirige en avant et se termine dans les muscles inférieurs du globe oculaire. Le ganglion ciliaire dans ce stade est relativement gros. Au moment de pénétrer dans ce ganglion le moteur oculaire se bifurque. Une partie de ses fibres continuent le trajet primitif et se rend aux muscles inférieurs de l'œil, l'autre partie constitue la branche ophtalmique de la troisième paire. Cette branche remonte, passe derrière l'œil et se dirige à la partie antérieure de la tête où elle vient se terminer. Elle est d'abord parallèle à la branche ophtalmique du trijumeau, et dans ce stade aussi paraît se réunir à celle-ci, quoique je n'aie pu sur les coupes longitudinales étudiées constater directement cette union. Comme dans le stade précédent avant de pénétrer dans le ganglion ciliaire, le moteur oculaire envoie un petit rameau à un muscle qui deviendra plus tard le muscle droit postérieur. Ce nerf est en relation avec celui de la cinquième paire par une branche de communication dépendant

Digitized by Google

aussi de la branche ophtalmique du trijumeau et non du ganglion de Gasser.

Les données que l'on possède sur l'origine du moteur oculaire ne sont pas encore bien satisfaisantes. Chez les mammifères, Kölliker a étudié le développement de ce nerf chez le lapin. Il a trouvé que l'oculo-moteur se montre plus tard que les nerfs à ganglion et qu'il sort des centres nerveux entre le cerveau moyen et le cerveau intermédiaire, non à la face centrale, mais à mi-hauteur des parties latérales. De plus d'après Kölliker ce nerf ne présente à son origine aucune trace de renflement ganglionnaire, il consisterait en fibrilles très délicates ou cylindres-axes sans mélange de cellules, entourées d'une mince enveloppe formée par une seule couche de cellules mésodermiques. Plus tard ce nerf descend vers la face ventrale et chez un lapin de quatorze jours cette descente est déjà faite. Même à ce moment le moteur oculaire n'était formé que de cylindres axes et ne présentait aucunes cellules dans son épaisseur. — Les résultats obtenus par Kölliker ne concordent pas avec ceux obtenus par Marshall. Cet auteur en étudiant le développement de la troisième paire chez le poulet crut pouvoir rapporter son origine à la voûte du cerveau moyen parce qu'il vit partir de cette voûte une bandelette nerveuse qu'il considère comme le représentant du moteur oculaire. Dans un embryon de poulet plus avancé de quatre jours environ il constate que ce nerf partait de la base du cerveau moyen et qu'il présentait à son origine comme à son extrémité un renflement ganglionnaire. En outre, Marshall croit pouvoir affirmer que le moteur oculaire est un des nerfs qui chez l'embryon apparaissent le plus tôt, assertion qui contredit l'opinion de Kölliker. Dans les recherches que ce même auteur a faites sur les nerfs crâniens des Elasmobranches il a trouvé, même dans les

Digitized by Google

stades les plus jeunes étudiés, que le nerf de la troisième paire partait du plancher du cerveau moyen ; mais il estime qu'il apparaît beaucoup plus tôt qu'il ne lui a été permis de le constater. D'après MARSHALL, chez les Elasmobranches, du moins dans le stade le plus jeune observé, le moteur oculaire sort de la base du cerveau moyen près de la ligne médiane, de sorte que les racines de cette troisième paire sont à une petite distance l'une de l'autre. Ces racines renfermaient de nombreuses cellules nerveuses et seraient de véritables racines ganglionnaires. Puis ces nerfs viennent aboutir à un ganglion ciliaire d'où partent 2 branches : 1° la branche ophtalmique, 2° la branche oculo-motrice proprement dite. Le ganglion ciliaire chez les Elasmobranches reçoit en outre une branche désignée par MARSHALL sous le nom de branche de communication entre la troisième et la cinquième paire et qui aurait comme point de départ le ganglion de Gasser du trijumeau. — Mes observations sur le lézard ne me permettent pas d'indiquer d'une manière certaine l'origine première du moteur oculaire. Je n'ai pu étudier que deux stades moins avancés que le stade IV. Le premier était déjà relativement assez avancé et l'oculo-moteur se trouvait à la face ventrale du cerveau moyen. Dans l'autre, je n'ai pu constater la présence de ce nerf quoique le trijumeau et la racine commune du facial et de l'auditif fussent parfaitement visibles. J'ai bien vu sur les faces latérales du cerveau moyen un petit bourgeonnement, mais comme les stades intermédiaires me manquaient je n'ai pu suivre ce que devenait ce bourgeonnement et je ne puis par conséquent sans autres preuves le considérer comme étant le point de départ de l'oculo-moteur. D'après ce fait que le trijumeau, le facial, l'auditif étaient parfaitement visibles, alors que je n'ai pu trouver, du moins d'une manière certaine, le nerf

Digitized by Google

de la troisième paire, je serais porté à croire que ce dernier se développe plus tard que les autres nerfs à ganglion. Dans tous les stades que j'ai étudiés, les racines du moteur oculaire ont une apparence ganglionnaire. Ces racines sont larges, de forme triangulaire et renferment toujours de nombreuses cellules qui sont tout à fait semblables aux cellules médullaires. Toutefois, il est fort difficile et même impossible de prouver que ces cellules sont réellement ganglionnaires, car dans les stades inférieurs les cellules ganglionnaires se distinguent fort peu des cellules mésodermiques et ce n'est que dans le cours du développement que les différences s'accentuent. Malheureusement, chez le lézard l'apparence ganglionnaire des racines de l'oculo-moteur d'abord très marquée dans les jeunes embryons disparaît dans les stades avancés, de sorte que, au point de vue histologique, les données suffisantes pour trancher la question de la nature nerveuse des cellules de ces racines manquent. Le seul point qui soit favorable à cette opinion c'est que dans les stades VI et IX par exemple les nombreuses cellules qui sont disséminées dans toute la longueur du nerf diffèrent quelque peu, du moins dans la forme, de celles de la racine; elles sont un peu allongées, fusiformes et leur grand axe est dirigé dans le sens même de la longueur du nerf, tandis que les cellules de la racine sont sphériques, arrondies. Il faut cependant noter que ces différences s'atténuent moins les embryons que l'on étudie sont avancés. Il est intéressant de comparer les résultats obtenus chez le lézard avec ceux obtenus par MARSHALL chez le poulet et les Élasmobranches, et par KÖLLIKER chez le lapin. On voit que le moteur oculaire présente au point de vue de sa structure de nombreux caractères communs chez le lézard, le poulet et les Élasmobranches puisque dans ces trois types sa racine est assez volumineuse et a

Digitized by Google

une apparence ganglionnaire très marquée. Tandis que ce nerf chez le lapin s'écarterait passablement de ce que nous venons de voir, puisque sa racine n'a aucune apparence ganglionnaire et que de plus les fibrilles ou cylindre-axes qui le constituent ne sont pas du tout associés à des cellules. Ces différences ne tiennent pas à ce que chez le lapin étudié par Kölliker le moteur oculaire se trouvait à un état plus primitif que dans les embryons étudiés par Marshall et par moi, puisque chez cet embryon de lapin le nerf de la troisième paire était déjà descendu des faces latérales du cerveau moyen à la face ventrale de celui-ci et qu'ainsi le point d'émergence de l'oculo-moteur par rapport aux centres nerveux était le même pour tous ces embryons. Par contre, je n'ai pas trouvé de renflement ganglionnaire à la portion terminale de ce nerf, renflement indiqué par Marshall dans le poulet, à moins qu'il n'ait considéré comme tel les premières traces du ganglion ciliaire.

Les branches de l'oculo-moteur sont au nombre de deux, la branche oculo-motrice proprement dite et la branche ophtalmique. La seconde de ces branches se montre plus tard que la première. C'est à peine si elle est indiquée dans le stade IV et VI; elle est déjà plus visible dans le IX et relativement assez développée dans le X. Selon Marshall, chez les Élasmobranches cette branche ophtalmique passerait le long de la face interne du globe oculaire et viendrait se terminer à la partie antérieure de la tête, juste au sommet de la vésicule olfactive. Pour mon compte, je n'ai pu suivre aussi loin cette branche ophtalmique; je l'ai vue longer la face interne de l'œil et se diriger vers la partie antérieure de la tête, mais je n'ai pas réussi à la voir se terminer à la face dorsale de la vésicule olfactive. Du reste, d'après quelques coupes longitudinales, il m'a paru que la branche ophtalmique de

Digitized by Google

l'oculo-moteur et celle du trijumeau, d'abord parallèles l'une à l'autre, se rapprochent et peut-être s'unissent. Je n'ai jamais observé cette union, mais je ne saurais comprendre sans cela comment de ces deux branches ophtalmiques il n'y en a qu'une qui vienne se terminer à la partie antérieure de la tête et à la face dorsale de la vésicule olfactive. Mais cette branche dont le trajet correspond bien à celui indiqué par MARSHALL pour la branche ophtalmique de la troisième paire n'appartient pas à la troisième paire, comme j'ai pu m'en assurer en la suivant sur des séries de coupes, elle représente la branche ophtalmique du trijumeau. Ainsi comme de ces deux branches d'abord distinctes l'une de l'autre, il n'y en a qu'une, celle du trijumeau, qui se rende à la partie antérieure de la tête, on doit admettre que la branche ophtalmique de la troisième paire chez le lézard est moins développée que dans les Elasmobranches, qu'elle ne s'étend pas aussi loin en avant et qu'elle peut s'être fusionnée avec la branche ophtalmique du trijumeau à moins qu'elle ne vienne se terminer dans une masse musculaire située à la partie interne et supérieure de l'œil. — (muscle droit supérieur?) Il y a aussi quelques petites différences dans le mode d'union de la troisième et de la cinquième paire chez les Élasmobranches et chez les lézards. MARSHALL décrit une petite branche qui partirait de la partie antérieure et inférieure du ganglion de GASSER, se dirigerait en avant et viendrait aboutir au ganglion ciliaire de l'oculo-moteur; il l'a appelée *branche de communication entre le cinquième et le troisième nerfs crâniens*. Chez les lézards, comme je l'ai décrit dans les stades étudiés, il existe bien une branche de communication entre l'oculo-moteur et le trijumeau; mais elle ne part pas du ganglion de GASSER et n'est qu'une dépendance de la branche ophtalmique du trijumeau. — Que le ganglion ciliaire appartienne à

Digitized by Google

l'oculo-moteur et non au nerf de la cinquième paire, c'est ce que les recherches de SCHWALBE et de MARSHALL ont déjà démontré. SCHWALBE a fait voir que chez les Elasmobranches (*Scyllium*) ce ganglion occupait la même position dans l'adulte que dans l'embryon, c'est-à-dire qu'il est situé sur le trajet du nerf lui-même et au point où le moteur oculaire se divise en ses deux branches. Chez le poulet, d'après MARSHALL, le ganglion ciliaire, du moins chez l'adulte, n'est pas situé sur le trajet de la troisième paire, mais il est en relation avec celle-ci par un tout petit nerf ciliaire partant du moteur oculaire. Dans l'embryon du poulet, le même auteur a constaté, en un point de ce nerf, un ganglion qu'il a reconnu pour être le ciliaire. Ainsi chez le poulet la position de ce ganglion n'est pas tout à fait la même dans l'embryon que dans l'adulte. Chez le lézard, il est très facile de reconnaître que le ganglion ciliaire appartient bien à la troisième paire de nerfs crâniens. Dans le stade IV par exemple, il est très petit et situé sur le parcours de l'oculo-moteur. A cet état du développement il n'est pas encore relié au trijumeau par une branche de communication. Dans les deux stades suivants VI et IX, le ganglion se trouve toujours sur le trajet du moteur oculaire et de plus la branche de communication s'est développée. Dans le stade X, comme dans l'adulte, le ciliaire se trouve un peu en dehors du nerf de la troisième paire et s'y rattache par un très court et large faisceau nerveux. — En résumé, le moteur oculaire part du cerveau moyen, et sa racine dans les stades peu avancés a une apparence ganglionnaire très marquée. Sur son trajet il rencontre le ganglion ciliaire et se divise en deux branches dont l'une, le ramus ophtalmicus profundus, paraît se rattacher à la branche ophtalmique du trijumeau. Ce nerf se rend en particulier aux muscles oblique inférieur, droit supérieur et probablement aussi droit

Digitized by Google

inférieur. Le ganglion ciliaire de la troisième paire est en relation avec le trijumeau par une branche de communication dépendant de la branche ophtalmique de celui-ci.

Quatrième paire. Nerf trochléaire. — (Voir planche XXVIII, fig. 2 à 4.) *Le trochléaire ou pathétique* est un nerf de relativement peu d'importance, dont le développement est difficile à suivre. Il n'apparaît qu'assez tard. Dans le stade IV, ce nerf n'est pas encore visible, du moins je n'ai pu le trouver, quoique je l'aie cherché avec de forts grossissements à la ligne de séparation du cerveau moyen et du cerveau postérieur, ligne où se trouve l'origine de ce nerf dans les stades plus avancés. Dans le stade VI le trochléaire existe, mais c'est un nerf très grêle, très étroit. Il part de la face droite du tube médullaire entre le cerveau moyen et le cerveau postérieur. Il se compose essentiellement de fibres nerveuses très fines et ne présente pas du tout les mêmes caractères que le nerf moteur-oculaire. Sa racine n'a aucune apparence ganglionnaire, elle ne se distingue pas du reste du nerf, elle prend naissance en un point des centres nerveux où les fibres forment une couche d'une grande épaisseur. La racine du trochléaire se trouve en arrière, mais à peu près au même niveau que celle de l'oculo-moteur. Elle est aussi un peu plus superficielle. Le trochléaire se dirige d'abord tout droit en avant, puis il se recourbe vers le bas, se porte latéralement, croise le nerf de la troisième paire et ses fibres sont perdues de vue à quelque distance en arrière de l'œil. Ce nerf pendant tout son trajet renferme exclusivement des fibrilles nerveuses; on distingue cependant un petit nombre de cellules disposé à la périphérie. Dans des stades un peu plus avancés que le VI et qui correspondrait aux numéros VII et VIII le nerf pathétique est plus développé. On le voit sortir en arrière de l'oculo-moteur au point de séparation du cerveau moyen d'avec

Digitized by Google

le cerveau postérieur, la racine unique de ce nerf n'a toujours aucune apparence ganglionnaire.

Dans le stade représenté par le n° VIII par exemple, on voit le trochléaire partir de la ligne médiane de la face dorsale et venir se rattacher à la couche fibrillaire de cette face du tube médullaire. Sa racine ne se distingue en rien du reste du nerf, et elle est exclusivement formée d'un faisceau de fines fibrilles nerveuses ou cylindre-axes. On trouve bien des cellules relativement peu abondantes distribuées le long du trajet du pathétique, mais ces cellules sont localisées à la périphérie; elles sont un peu allongées et se reconnaissent pour des cellules mésodermiques. Ce nerf commence par longer la face dorsale du tube médullaire, puis il s'en écarte et se porte latéralement et en bas. Pendant son parcours, il croise le nerf moteur-oculaire, se dirige de plus en plus en avant et finit par se rendre à une petite masse musculaire appartenant aux muscles de l'œil et qui deviendra plus tard le muscle oblique supérieur. Dans ce stade, le pathétique est pendant tout son trajet très grêle. — Dans le stade IX le trochléaire prend aussi naissance en arrière de l'oculomoteur entre le cerveau moyen et le cerveau postérieur et sa racine sort des centres nerveux à peu près à la même hauteur que celle du nerf de la troisième paire. Cependant, il y a quelque différence dans le point d'émergence entre ce stade et le stade précédent. La racine du pathétique ne sort plus de la face dorsale du tube médullaire, elle est un peu descendue et part approximativement de la ligne médiane des faces latérales de ce tube. Cette racine renferme exclusivement des fibrilles nerveuses et n'a donc aucune apparence ganglionnaire, elle est du reste aussi grêle, aussi mince que le nerf lui-même. Dans toute la longueur du nerf, le faisceau fibrillaire interne est entouré de cellules mésodermiques qui ne constituent pas cepen-

Digitized by Google

dant une couche continue. Le pathétique est plus superficiel que l'oculo-moteur. Après sa sortie des centres nerveux, il se dirige en avant, se porte un peu de côté en obliquant légèrement en bas. Pendant une partie de son parcours il est plus ou moins parallèle au moteur oculaire puis il croise ce dernier nerf, se dirige contre le globe oculaire et vient aboutir au muscle oblique supérieur qui dans ce stade est encore peu développé. — Dans le stade X, la position relative du trochléaire a un peu changé, par suite du redressement et du refoulement des centres nerveux. Dans les stades précédents, ce nerf naissait à une hauteur du tube médullaire correspondant presque au bord supérieur du globe de l'œil; il se trouvait donc assez près du sommet de la tête, en outre il sortait des centres nerveux au même niveau que le moteur oculaire. Dans le stade X, le trochléaire sort des centres nerveux un peu plus bas, c'est-à-dire postérieurement à l'oculo-moteur et à une hauteur correspondant au bord supérieur de l'oreille. Il émerge du tube médullaire entre le cerveau moyen et le cerveau postérieur et des faces latérales de ce tube. Sa racine n'a, pas plus que dans les stades précédents, l'apparence ganglionnaire; elle se compose de fibrilles nerveuses entourées d'une couche de cellules mésodermiques ; les cellules mésodermiques sont aussi plus abondantes dans le reste du nerf qu'elles ne l'étaient dans les autres stades. Le trochléaire commence par longer les faces latérales des centres nerveux, puis il se porte latéralement et se dirige en avant, pour se recourber vers le haut, croiser le moteur oculaire et venir aboutir au muscle oblique supérieur.

Les données que l'on possède sur le développement du trochléaire sont peu abondantes. Kölliker l'a étudié chez un lapin de quatorze jours; il a constaté que dans cet embryon le pathétique naissait de la face dorsale du tube

Digitized by Google

médullaire derrière le cerveau moyen. La structure de ce nerf est, d'après cet auteur, identique à celle de l'oculo-moteur, c'est-à-dire que sa racine ne présente aucune trace de renflement ganglionnaire; elle est, ainsi que le nerf lui-même, formée uniquement de fibrilles délicates ou cylindre-axes entourés d'une mince enveloppe comprenant une seule couche de cellules mésodermiques. Kölliker estime que le trochléaire apparaît plus tard que les nerfs crâniens à ganglion. Mes observations sur le pathétique du lézard confirment celles de Kölliker sur le lapin. Comme je l'ai fait voir en décrivant les différents stades de ce nerf, sa racine ne possède aucun renflement ayant un aspect ganglionnaire analogue à celui que possède le moteur oculaire. Les fibrilles de cette racine ainsi que celles du nerf sont simplement enveloppées d'une couche de cellules mésodermiques. J'ai rencontré pour la première fois le trochléaire dans un stade intermédiaire entre le IV et le VI. Ce nerf était représenté par un petit faisceau fibrillaire partant de la face dorsale du tube médullaire près de la ligne médiane de cette face, faisceau qui s'écartait des centres nerveux et dont le trajet était fort court. Plus tard, comme on peut facilement le voir sur des coupes transversales, le nerf descend et au lieu de naître à la face dorsale, il part des faces latérales du tube médullaire, mais toujours plus près de la face dorsale que de la ventrale. Sur des coupes longitudinales, on reconnaît que le trochléaire naît en arrière de l'oculo-moteur à la ligne de séparation du cerveau moyen et du cerveau postérieur. Dans tous les stades observés il est toujours très grêle et dans son trajet croise le nerf de la troisième paire.

Cinquième paire. Nerf trijumeau. — (Voir planche XXVIII, fig. 1 à 4). Avant d'étudier le trijumeau, il est important de signaler une particularité que présente

Digitized by Google

le tube médullaire, du moins dans les stades dont le développement est peu avancé. En examinant par exemple un embryon du stade IV par la face dorsale, on voit au-dessous de la vésicule cérébrale moyenne et dans la région du cerveau postérieur le tube médullaire présenter un certain nombre de replis qui sont très distincts surtout, si après avoir coloré l'embryon par le carmin-borax, on le plonge dans l'essence de girofle jusqu'à ce qu'il devienne transparent. (Voir planche XXIX, fig. 1 et 2.) Ces replis sont séparés les uns des autres par des lignes foncées; ils forment une double rangée droite et gauche. Les deux rangées de replis viennent presque se rencontrer sur la ligne médiane de la face ventrale du tube médullaire, puis elles s'écartent l'une de l'autre et leur extrémité postérieure, c'est-à-dire dorsale, s'appuye sur les côtés de la face dorsale du cerveau postérieur. Ces replis médullaires sont au nombre de cinq de chaque côté et se sont rencontrés avec la même disposition dans tous les individus de ce stade que j'ai étudiés. On les trouve aussi bien chez les embryons frais que chez ceux qui ont passé par les réactifs. Il ne faudrait pas croire que les replis médullaires ne se montrent que dans ce stade; c'est là il est vrai qu'ils sont le plus développés, mais ils existent déjà dans des stades moins avancés que le IV et se retrouvent encore dans des stades plus avancés. On ne peut donc absolument pas comparer ces replis ayant des caractères parfaitement définis avec ceux signalés par Kölliker qui apparaîtraient quand survient la clôture du tube médullaire et qui seraient variables et accidentels. Du reste, les replis dont parle Kölliker se montreraient au cerveau antérieur et à la hauteur des vésicules optiques, tandis que ceux que j'ai observés apparaissent au cerveau postérieur, et ne sont pas du tout variables et accidentels. Si maintenant on les étudie, non

Digitized by Google

plus sur l'embryon entier, mais sur des coupes dirigées parallèlement à la face dorsale et de manière à rencontrer toute la série de ces replis, on constate qu'ils sont disposés transversalement de la face dorsale à la face ventrale du tube médullaire. Ils ont la forme de petites lames à peu près quadrangulaires et rapprochées les unes des autres. Toute la partie interne de ces lames est remplie par des cellules médullaires, tandis que leurs bords externe et latéraux sont formés par une mince couche de fibrilles nerveuses. Leur bord interne se compose d'une couche assez serrée de cellules médullaires. Il est légèrement concave, tandis que leur bord externe est légèrement convexe. Ces lames ou replis médullaires, au nombre de cinq de chaque côté, n'ont pas partout la même largeur; elles sont plus larges à leur partie médiane, c'est-à-dire à celle qui correspond aux faces latérales du tube médullaire; mais elles se rétrécissent à mesure que l'on se rapproche soit de la face ventrale, soit de la face dorsale de ce tube, de sorte que dans le sens de leur longueur ces replis ont plus ou moins la forme de fuseaux. Sur des coupes rencontrant toute la série de ces replis on voit qu'ils s'étendent depuis un peu au-dessous de la vésicule cérébrale moyenne jusqu'à la vésicule auditive. Les replis médullaires qui viennent d'être décrits ont une grande importance, car comme nous le verrons, c'est de la première paire de ces replis que part le nerf trijumeau et c'est de la troisième que part la racine du facial et de l'auditif.

Nerf trijumeau. Dans le stade IV ce nerf est donc en relation avec la première paire de replis médullaires du cerveau postérieur. En étudiant des coupes menées parallèlement à la face dorsale de l'embryon, on constate que les replis supérieurs deviennent plus volumineux et se renflent en un amas cellulaire un peu allongé qui,

Digitized by Google

suivi sur une série de coupes, se trouve être la racine du trijumeau. Dans le stade IV ce nerf ne possède qu'une seule grosse racine qui sort des faces latérales du cerveau postérieur, plus près cependant de la face ventrale que de la face dorsale. Cette racine a un aspect ganglionnaire; elle renferme un grand nombre de cellules médullaires ce qui n'est pas étonnant puisqu'elle n'est qu'un bourgeonnement de la première paire des replis médulaires. La racine du trijumeau se porte latéralement et rencontre un ganglion assez volumineux qui représente le ganglion de Gasser de l'adulte. Il est formé de cellules arrondies, dans lesquelles on distingue un noyau et des granulations et qui sont identiques aux cellules médullaires. Du ganglion de Gasser partent deux branches dont l'une se dirige en haut, du côté du globe oculaire, c'est la branche ophtalmique du trijumeau, l'autre moins importante dans ce stade se dirige en bas et en avant, elle se rend dans l'arc mandibulaire, c'est la *branche mandibulaire* ou *maxillaire inférieure*. La branche ophtalmique ou orbito-nasale naît de la partie supérieure et antérieure du ganglion de Gasser ; dès son point de départ elle s'élargit, se renfle et sa première partie a la forme d'un fuseau. Elle renferme un nombre considérable de cellules, ce qui lui donne un aspect ganglionnaire. Ces cellules sont tout à fait semblables à celles du ganglion lui-même. Du reste elles ne sont séparées de celles du ganglion par aucun espace uniquement fibrillaire, mais les cellules du ganglion de Gasser et celles de la partie renflée de la branche ophtalmique forment une suite non interrompue. A son extrémité antérieure, la partie renflée et ganglionnaire de la branche ophtalmique se retrécit et donne naissance à un faisceau de fibres enveloppé de cellules et représentant la branche orbito-nasale ou ophtalmique proprement dite. Cette dernière

Digitized by Google

longe le bord postérieur et interne de l'œil ; elle se dirige vers la partie antérieure de la tête, mais ne tarde pas à disparaître. Dans ce stade la branche ophtalmique du trijumeau n'envoie pas encore une branche de communication la reliant au nerf de la troisième paire. La branche mandibulaire du trijumeau part de la partie antérieure et inférieure du ganglion de Gasser. Elle est aussi, comme l'ophtalmique, renflée dès son point de départ ; ce renflement est à peu près arrondi, assez voluminenx et renferme de nombreuses cellules formant une suite non interrompue avec celles du ganglion de Gasser. Ce renflement, à apparence ganglionnaire, donne naissance à son bord antérieur à un faisceau de fibres non mélangées de cellules, qui se porte en avant, se rend dans l'arc mandibulaire et constitue la branche mandibulaire proprement dite. Enfin l'on voit partir de ce même renflement une toute petite branche qui est un peu plus superficielle que la précédente, longe le bord inférieur de la tête et paraît représenter la branche maxillaire supérieure du trijumeau.

Dans le stade VI le trijumeau est plus développé et ses différentes branches sont mieux marquées que dans le stade IV sur des coupes longitudinales ou menées parallèlement à la face dorsale de l'embryon ; on constate que les replis médullaires se sont effacés et ont presque entièrement disparu. Le trijumeau sort du cerveau postérieur en un point correspondant exactement à la position occupée par la première paire de replis médullaires dans le stade précédent. Il naît, non plus sur les faces latérales, mais sur les côtés de la face ventrale du cerveau postérieur. Cette racine renferme un grand nombre de cellules médullaires, elle se porte latéralement et rencontre de suite le ganglion de Gasser. Ce ganglion n'est pas nettement distinct de la racine du trijumeau, il est seulement

Digitized by Google

plus renflé. Comme dans le stade IV, de ce ganglion partent deux branches : la branche ophtalmique part de la partie antérieure et supérieure de celui-ci et se renfle dès son point de départ. Ce renflement est allongé, fusiforme, il s'unit assez largement avec le ganglion de Gasser et les cellules qu'il renferme se continuent avec celles de ce dernier. Ainsi donc, dans ce stade, il n'y a pas non plus de séparation bien tranchée entre le renflement ganglionnaire de la branche ophtalmique et le ganglion de Gasser. (Voir planche XXX, fig. 1 et fig. 3.) L'extrémité antérieure de ce renflement ganglionnaire se prolonge en un faisceau de fibres réprésentant la branche ophtalmique proprement dite. Ce faisceau se porte d'abord en avant, puis il se recourbe en haut, longe le bord postérieur et interne de l'œil, passe derrière cet organe et se dirige vers la partie antérieure de la tête. Dans une des coupes longitudinales de ce stade, on voit un mince filet nerveux qui met en relation la partie renflée de la branche ophtalmique avec la partie renflée correspondante de la branche mandibulaire. En outre, cette branche envoie un rameau qui vient aboutir au ganglion ciliaire de la troisième paire. Ce rameau part aussi de l'extrémité antérieure de la portion renflée de la branche ophtalmique. La seconde branche ou branche mandibulaire part de la partie antérieure et inférieure du ganglion de Gasser. Après sa sortie de ce dernier elle se renfle, devient assez large et l'extrémité antérieure de ce renflement s'arrondit et prend tout à fait un aspect ganglionnaire. Il n'y a pas non plus de séparation bien tranchée entre la partie renflée ganglionnaire de la branche mandibulaire et le ganglion de Gasser ; toutes deux communiquent largement ensemble. Du bord antérieur de cette partie ganglionnaire naît un large faisceau de fibres nerveuses qui se dirige tout droit en avant ; elle

Digitized by Google

passe par-dessus la cavité hyoïdienne et vient aboutir et se ramifier dans l'arc mandibulaire; c'est la branche mandibulaire proprement dite ou maxillaire inférieure. Dans ce stade comme dans le précédent, on voit partir de cette même masse ganglionnaire de la branche mandibulaire, un petit filet nerveux qui est assez superficiel, se dirige en avant, longe le bord inférieur de la tête et forme la branche maxillaire supérieure encore très peu développée dans les embryons de cet âge. Dans le stade IX, qu'on examine l'embryon entier par la face dorsale ou qu'on étudie des coupes parallèles à cette face, les replis médullaires ont complètement disparu. Le trijumeau sort du cerveau postérieur. Sa racine est volumineuse, elle naît sur les côtés de la face ventrale ou plutôt à l'extrémité ventrale des faces latérales du tube médullaire. Ainsi dans ce stade, comme du reste dans les deux précédents, le trijumeau ne possède qu'une seule racine. Il est vrai que celle-ci reçoit des fibres non seulement de la face ventrale, mais aussi des faces latérales des parois médullaires. Elle renferme un grand nombre de cellules dont beaucoup ne sont que des cellules mésodermiques un peu fusiformes et destinées à former les enveloppes des fibres nerveuses, mais à côté de ces cellules mésodermales on en rencontre d'autres qui sont plus volumineuses et arrondies, et sont tout à fait identiques à celles du ganglion de Gasser. La racine du trijumeau se porte latéralement et aboutit aussitôt après sa sortie des centres nerveux au ganglion de Gasser, lequel a une forme plus ou moins arrondie. De ce ganglion partent deux branches; de la partie supérieure du bord antérieur part la branche ophtalmique qui est bien développée et s'élargit dès son point de départ en un renflement ovalaire à grosses cellules semblables à celles du ganglion lui-même. Ce renflement ganglionnaire est plus nettement séparé

Digitized by Google

du ganglion de Gasser que dans les embryons moins avancés. Son extrémité antérieure se prolonge en un nerf représentant la branche ophtalmique proprement dite. Ce nerf est plus ou moins complètement enveloppé d'une couche de cellules mésodermiques. Il se dirige en avant, oblique un peu en haut, longe la face interne de l'œil, passe au-dessus du nerf optique, se rend à la partie antérieure de la tête et finit par aboutir au sommet des fosses nasales. La branche de communication entre la cinquième et la troisième paire des nerfs crâniens, n'est pas une branche à part, elle n'est qu'une dépendance de l'ophtalmique du trijumeau ; en effet elle part de l'extrémité antérieure du renflement ganglionnaire de l'ophtalmique, accompagne la branche orbito-nasale proprement dite et après un court trajet s'éloigne de celle-ci, se rencontre vers le bas et vient se terminer dans le ganglion ciliaire de l'oculo-moteur. — La seconde branche du trijumeau part de la partie inférieure du bord antérieur du ganglion de Gasser. Elle est aussi assez volumineuse et se renfle comme la première en une masse plus ou moins arrondie et d'apparence ganglionnaire. De celle-ci partent deux nerfs, l'un, plus profond et se dirigeant en bas et en avant, passe au-dessus de la cavité hyoïdienne, et se rend au bourgeon maxillaire inférieur; l'autre plus superficiel, moins développé se dirige en avant et un peu en haut; il longe le bord intérieur de la tête, passe au-dessus du globe oculaire et se rend à la partie antérieure de la tête. Le premier de ces nerfs est la branche maxillaire inférieure, le second, la branche maxillaire supérieure du trijumeau.

Dans le stade X, le trijumeau présente à peu près les mêmes caractères qu'il possède dans l'adulte. Ses différentes branches sont assez difficiles à étudier surtout sur des coupes longitudinales, les coupes transversales

Digitized by Google

donnent de meilleurs résultats. Par suite des changements qui se sont opérés dans la position relative des diverses parties des centres nerveux, la racine du trijumeau paraît sortir de ces centres plus bas que dans les stades précédents. Le trijumeau prend naissance au-dessous du pathétique, mais au lieu de partir de la moitié dorsale des faces latérales du tube médullaire comme celui-ci, il part de la moitié ventrale des faces latérales du cerveau postérieur. Ce nerf, sur des coupes transversales, présente dans ce stade deux racines dont l'une est plus ventrale, l'autre plus dorsale; elles sont situées l'une près de l'autre et à leur base se trouve un amas de cellules qui paraissent être exclusivement des cellules mésodermiques. La racine la plus dorsale, aussitôt après sa sortie du cerveau postérieur, se divise en deux faisceaux parallèles qui viennent aboutir au ganglion de Gasser; elle renferme un certain nombre de cellules mésodermiques. La racine la plus ventrale se compose d'un seul faisceau de fibres entremêlées de cellules mésodermiques. Ces fibres s'écartent bientôt de celles de la racine dorsale et au lieu d'aboutir au ganglion de Gasser, elles longent le bord ventral de celui-ci, puis se recourbent. A ce point de leur trajet, les fibres de la racine ventrale du trijumeau se bifurquent; une partie continuent la direction primitive de la racine, c'est-à-dire se portent latéralement et se rendent à des faisceaux musculaires situés sur les côtés de la tête; une autre partie de ces fibres se recourbent, se dirigent en avant et pénètrent dans la mâchoire inférieure où elles viennent se terminer dans les muscles de cette machoire. Cette branche du trijumeau dont les fibres naissent de la racine ventrale et longent sans y pénétrer le ganglion de Gasser, constitue la branche maxillaire inférieure. Il est cependant intéressant de constater que ce nerf maxillaire inférieur

Digitized by Google

de la cinquième paire ne comprend pas uniquement les fibres partant de la racine ventrale, mais qu'il est en partie formé par des fibres partant du ganglion de Gasser et qui sont par conséquent, soit directement, soit indirectement en relation avec celles de la racine dorsale aboutissant à ce ganglion. Ainsi l'on voit que dans ce stade la branche maxillaire inférieure du trijumeau comprend 1° des fibres nerveuses dépendent de la racine ventrale, 2° des fibres nerveuses qui dépendant ou qui du moins sont en relation avec la racine dorsale (voir planche XXX, fig. 4). Le ganglion de Gasser est bien développé ; il est situé sur les côtés du tube médullaire près de la face ventrale et n'en est séparé que par un très petit espace. Ce ganglion a une forme un peu ovalaire ; au point de vue histologique, il est constitué par de grosses cellules nerveuses arrondies ou légèrement allongées, dans lesquelles on distingue un noyau très apparent et un protoplasma granuleux. Le ganglion de Gasser est en outre traversé par des fibres dont les unes ne sont que la continuation de celles de la racine dorsale et dont les autres paraissent se rattacher aux cellules ganglionnaires et n'être que des prolongements de ces cellules. A côté de ces fibres dont il a été parlé plus haut et qui concourent à former la branche maxillaire inférieure, le ganglion de Gasser donne naissance à un autre faisceau de fibres qui part de sa partie supérieure, se porte d'abord latéralement, puis se dirige en haut et en avant. Ce faisceau est *la branche maxillaire supérieure* du trijumeau qui se rend au muscle de la mâchoire supérieure. Elle est assez large, passe au-dessous du globe oculaire et vient se terminer à la partie antérieure de la face. Cette branche, comme la précédente du reste, est presque exclusivement formée de fibres nerveuses. On y rencontre encore quelques cellules mésodermiques fusi-

Digitized by Google

formes distribuées à la périphérie du nerf. La troisième branche du trijumeau ou branche ophtalmique n'est pas facile à suivre. Elle paraît partir non du ganglion de Gasser même, comme la maxillaire supérieure, mais directement de la racine dorsale. Sur des coupes transversales on voit une partie des fibres de la racine dorsale se recourber avant d'atteindre le ganglion et se diriger en avant. Après un trajet assez court, elles rencontrent un petit ganglion qui correspond probablement à la portion renflée ganglionnaire de la branche ophtalmique dans les stades précédents. Ce petit ganglion est situé un peu en avant de la face ventrale du cerveau postérieur, assez près de la ligne médiane. Il envoie des fibres qui remontent le long du bord postérieur et interne de l'œil, passent derrière cet organe et se rendent à la partie antérieure de la tête, à la peau et à la muqueuse nasale; c'est la branche ophtalmique proprement dite. De ce même petit ganglion part un rameau nerveux qui se rend au ganglion ciliaire de la troisième paire et représente la branche de communication entre le trijumeau et le moteur oculaire. Ainsi dans ce stade, comme dans les autres, il n'existe pas une branche de communication entre la troisième et la cinquième paire semblable à celle décrite par Marshall chez les Élasmobranches, mais cette branche n'est qu'une dépendance du nerf ophtalmique du trijumeau.

Pour le trijumeau l'on possède des données plus complètes que pour les nerfs de la troisième et de la quatrième paire. Kölliker a constaté la présence de ce nerf dans les embryons de lapin âgés de neuf jours. Il consistait en un ganglion de Gasser situé à côté des parties supérolatérales du cerveau postérieur et en un cordon de cellules rattachant ce ganglion à la face dorsale du centre nerveux. Dans cet embryon le ganglion de Gasser tou-

Digitized by Google

chait d'un côté au tube médullaire, de l'autre à l'ectoderme et se trouvait ainsi selon l'expression de KÖLLIKER à fleur de tête. Un jour plus tard, c'est-à-dire au dixième jour, le trijumeau du lapin ne présente déjà plus avec les centres nerveux les mêmes rapports qu'auparavant; le ganglion de Gasser étant situé maintenant à côté de la partie latéro-inférieure du cerveau postérieur, et les racines du trijumeau se rattachant non plus à la face dorsale, mais aux faces latérales de la moelle allongée. KÖLLIKER explique ce changement de rapports par ce fait que « du neuvième au dixième jour la partie médiane de la voûte du cerveau postérieur s'élargit énormément et recouvre les autres parties comme d'un dôme. Par suite, le point d'émergence de la racine semble déplacé vers le bas, tandis qu'il est probablement encore situé au même endroit qu'auparavant. »

MARSHALL, dans son mémoire sur les cavités céphaliques et les nerfs des Élasmobranches, a obtenu pour le développement du trijumeau les résultats suivants. Dans le stade le plus inférieur qu'il ait étudié, le nerf de la cinquième paire naissait de la partie latéro-inférieure du cerveau postérieur et ne présentait qu'une seule racine qui, aussitôt après sa sortie des centres nerveux, rencontrait une masse ganglionnaire, l'ébauche du futur ganglion de Gasser. MARSHALL décrit trois branches qui partent de ce ganglion : une première qu'il désigne sous le nom de branche ophtalmique de la cinquième paire ; une seconde se rendant au ganglion ciliaire de l'oculomoteur et qu'il appelle branche de communication entre la cinquième et la troisième paire des nerfs crâniens, et enfin une troisième se rendant à l'arc mandibulaire et qu'il nomme le nerf mandibulaire. Quant à la branche maxillaire du trijumeau, elle n'est selon cet auteur qu'un rameau du nerf mandibulaire. BALFOUR, dans son étude

Digitized by Google

sur le développement des poissons élasmobranches, n'est pas tout à fait arrivé aux mêmes conclusions que MARSHALL, car selon lui, du ganglion de Gasser ne partiraient que deux branches, une antérieure qu'il appelle *la branche ophtalmique de la troisième paire* et qui d'après sa description correspondrait à la seconde de MARSHALL, c'est-à dire à la branche de communication aboutissant au ganglion ciliaire, une postérieure se rendant à l'arc mandibulaire et qui correspond exactement au nerf mandibulaire de MARSHALL. Ainsi BALFOUR n'a rien trouvé qui corresponde à la première branche ou branche ophtalmique proprement dite de Marshall ou plutôt n'a pas réussi à distinguer l'une de l'autre, la branche ophtalmique et la branche de communication entre la cinquième et la troisième paire. En effet, plus tard, dans dans son traité d'Embryologie comparée, il reconnaît l'existence des trois branches indiquées par MARSHALL. Chez le lézard, le trijumeau ne présente pas tout à fait les mêmes caractères que chez les Élasmobranches. Du ganglion de Gasser partent deux branches, l'une supérieure se rendant à la partie antérieure de la tête, c'est la branche ophtalmique, l'autre inférieure venant aboutir à l'arc mandibulaire, c'est la branche mandibulaire ou maxillaire inférieure. Dans aucun des stades étudiés je n'ai trouvé une branche indépendante se rattachant au ganglion de Gasser et correspondant à la branche de communication entre la troisième et la cinquième paire, décrite par MARSHALL. Dans les stades VI, IX et X, le ganglion ciliaire est bien en relation avec le trijumeau par l'intermédiaire d'un court rameau nerveux, mais cette branche de communication n'est jamais rattachée au ganglion de Gasser lui-même et s'est partout montrée comme n'étant qu'une dépendance de la branche ophtalmique. En outre, cette branche de communication

Digitized by Google

paraît se développer relativement tard, puisque dans le stade IV, par exemple, elle n'est pas encore visible, alors même que le nerf ophtalmique et le nerf mandibulaire le sont déjà. Les branches opthalmiques et mandibulaires présentent quelques particularités. Elles sont toutes deux assez volumineuses, se composent dans les embryons peu avancés presque exclusivement de fibrilles nerveuses et dès leur sortie du ganglion de Gasser se renflent chacune en une masse ganglionnaire communiquant d'abord assez largement avec ce dernier, mais s'en séparant toujours davantage dans les stades plus avancés. Le renflement ganglionnaire de la branche ophtalmique est plus ou moins piriforme, sa partie la plus large étant tournée contre le ganglion de Gasser; de sa pointe partent deux faisceaux nerveux, qui sont l'un le nerf ophtalmique proprement dit, l'autre le nerf de communication se rendant au ganglion ciliaire. Dans le stade X, le renflement ganglionnaire n'est plus en relation avec le ganglion de Gasser, il se trouve à une certaine distance de celui-ci et sur le trajet du nerf ophtalmique. Le renflement ganglionnaire de la branche mandibulaire est très marqué chez les jeunes embryons, il est aussi un peu allongé, mais plus arrondi que le précédent. Il communique largement avec le ganglion de Gasser. Il envoie un nerf volumineux à l'arc mandibulaire, le nerf mandibulaire, et en outre, on voit partir de ce renflement un petit filet nerveux qui s'accentue toujours plus, longe le bord inférieur de la tête et devient la branche maxillaire supérieure du trijumeau. Ainsi dans la plupart des stades (IV, VI et IX) la branche maxillaire supérieure n'est, chez les lézards comme chez les Élasmobranches, qu'un rameau de la branche maxillaire inférieure ou mandibulaire. Toutefois dans le stade X les rapports de ces deux branches se sont modifiés. La maxillaire inférieure n'est pour ainsi dire

Digitized by Google

plus en relation avec le ganglion de Gasser, puisque la grande majorité de ses fibres dépendent de la racine ventrale laquelle passe au-dessous du ganglion mais n'y pénètre pas. Cependant il ne faut pas oublier, comme je l'ai fait voir en décrivant le stade X, qu'une partie des fibres de cette branche a comme origine le ganglion de Gasser. La branche maxillaire supérieure ne se forme pas comme la précédente aux dépens de la racine ventrale, mais ses fibres ont pour point de départ le ganglion de Gasser lui-même ; de sorte que dans ce stade les deux branches maxillaires supérieure et inférieure sont complètement distinctes l'une de l'autre et ne présentent plus une commune origine. Quant au renflement ganglionnaire de la branche mandibulaire constaté dans les jeunes embryons, il disparaît dans les embryons plus avancés et n'est plus visible dans le stade X, du moins pour la branche maxillaire inférieure, où il fait entièrement défaut. Peut-être est-il représenté par un petit amas cellulaire situé à l'origine même du nerf maxillaire supérieur et qui paraît être plutôt un petit prolongement du ganglion de Gasser. Un fait aussi intéressant à noter, c'est que les rapports de la branche ophtalmique avec ce ganglion se modifient durant l'évolution embryonnaire. Dans les stades IV, VI et IX, cette branche part de la partie supérieure du bord antérieur (ventral) du ganglion, mais dans le stade X et sur des coupes transversales on constate qu'au moins une grande partie de ses fibres partent directement de la racine dorsale et ne passent pas par le ganglion de Gasser avant de former cette branche.

Je n'ai pu étudier les toutes premières phases du développement du trijumeau ; je l'ai reconnu pour la première fois dans des embryons beaucoup moins avancés que ceux du stade IV. Il se présentait sous forme d'un petit amas ganglionnaire, situé sur les côtés des parties latéro-

Digitized by Google

supérieures du cerveau postérieur. Ce petit amas se rattachait à la face dorsale du tube médullaire par un cordon cellulaire. Dans ce stade, les branches du trijumeau n'étaient pas encore formées. L'amas ganglionnaire assez large et superficiel, représente le futur ganglion de Gasser. Ainsi le ganglion et la racine du trijumeau apparaissent en premier lieu, et le ganglion de Gasser se reconnaît déjà comme tel, alors que les branches sont fort peu développées. A cette première ébauche du trijumeau correspondait une ébauche des replis médullaires. Ceux-ci n'étaient presque pas prononcés, mais ils étaient représentés par une série de petits étranglements disposés le long de la moelle allongée. Déjà dans ce stade, on voit que l'ébauche du trijumeau correspond bien à la première paire, c'est-à-dire la paire antérieure des replis médullaires. Plus tard le cerveau postérieur s'élargit, les replis médullaires qui d'abord étaient rapprochés les uns des autres, aussi bien à la face dorsale qu'à la face ventrale du cerveau postérieur, s'écartent, du moins à leur extrémité dorsale, et grâce à cet écartement les racines du trijumeau qui auparavant partaient de la partie latéro-dorsale du tube médullaire, paraissent maintenant naître de sa partie latéro-ventrale. Ainsi donc, le trijumeau n'abandonne pas la face dorsale du cerveau postérieur pour venir s'unir à la face ventrale; le déplacement qu'il subit est un déplacement relatif et non pas réel; c'est-à-dire qu'il provient d'une croissance rapide et exagérée de certaines parties du tube médullaire par rapport à d'autres, croissance qui a pour résultat de produire l'écartement des replis médullaires, et d'amener ainsi un changement dans la position relative des racines du trijumeau par rapport aux centres nerveux. Ces racines elles-mêmes se modifient dans le cours du développement; elles ont d'abord une apparence ganglionnaire qui disparait plus

Digitized by Google

tard, et dans presque tous les stades observés, les deux nerfs trijumeaux ne possèdent chacun qu'une seule racine. C'est dans le stade X seulement que chacun de ceux-ci en possède deux, une plus ventrale, l'autre plus dorsale. En résumé le trijumeau donne naissance à trois branches; une ophtalmique, une maxillaire supérieure, une maxillaire inférieure. La branche de communication entre la troisième et la cinquième paire n'est pas indépendante, mais n'est qu'un rameau du nerf ophtalmique. Le trijumeau possède d'abord une seule puis deux racines. Il est en relation avec la première paire des replis médullaires. Les racines du trijumeau se rattachent en premier lieu à la face dorsale du cerveau postérieur, et dans le cours du développement subissent un déplacement relatif qui fait qu'elles paraissent se rattacher à la face ventrale. Le ganglion de Gasser apparaît le plus tôt; parmi les branches du trijumeau l'ophtalmique et la mandibulaire sont les premières visibles.

Sixième paire. Nerfs abducteurs. — (Voir planche XXVIII, fig. 2 à 4.) Le nerf abducteur est beaucoup moins développé chez les lézards que chez les Élasmobranches; c'est un nerf grêle, d'un trajet relativement court, et qui, n'ayant à remplir que des fonctions motrices, ne présente pas de racine à renflement ganglionnaire. Il apparaît beaucoup plus tard que le trijumeau et le moteur oculaire, et sort des parties ventrales inférieures du cerveau postérieur. Dans le stade IV le nerf de la sixième paire n'est pas encore visible, du moins il m'a été impossible de constater avec certitude sa présence. Peut-être doit-on considérer comme la première ébauche de ce nerf un petit bourgeonnement partant près de la ligne médiane de la face ventrale du tube médullaire et situé à la hauteur du point d'émergence des nerfs facial et auditif. Ce bourgeonnement s'est formé

Digitized by Google

aux dépens de la couche fibrillaire des centres nerveux et ne renferme par conséquent que des fibrilles. Dans le stade VI, l'abducteur est parfaitement reconnaissable, mais il est encore peu développé et difficile à observer. Il est représenté par un mince filet nerveux qui part de la face ventrale du cerveau postérieur, un peu en avant, mais à la même hauteur que la racine commune du facial et de l'auditif. La racine de l'abducteur ne présente pas trace de renflement ganglionnaire; elle se compose exclusivement de fibrilles nerveuses. Le nerf lui-même ne renferme intérieurement que des fibrilles; extérieurement il est entouré par des cellules mésodermiques, mais encore peu abondantes. L'abducteur se dirige en avant et il se porte latéralement, décrivant ainsi une courbe à concavité externe, puis il se recourbe de nouveau, reprend sa direction première, oblique en haut se rendant sur le globe de l'œil, et l'on ne tarde pas à le perdre de vue. Quoique j'aie étudié des coupes transversales et des coupes longitudinales de ce stade, je n'ai pu réussir à trouver plus d'une racine au nerf abducteur.

Dans un stade intermédiaire entre le VI et le IX, le nerf abducteur conserve à peu près les mêmes caractères que dans le stade précédent; il naît à la partie ventro-inférieure du cerveau postérieur, un peu en avant, mais à la même hauteur que le point d'émergence du facial et de l'auditif. Il est très grêle et constitué par des fibrilles nerveuses enveloppées de cellules mésodermiques, ne formant pas pourtant une couche périphérique continue. L'abducens suit le même trajet que dans le stade VI et se dirige vers le globe de l'œil, mais on ne peut pas encore le suivre jusqu'au muscle de cet organe qu'il est chargé d'innerver. Ce nerf ne possède toujours qu'une seule racine ne renfermant que des fibrilles nerveuses. — Dans le stade IX, l'abducteur n'est guère plus volumineux que

Digitized by Google

dans les stades précédents. Il est plus facile à étudier sur des coupes transversales que sur des coupes longitudinales ; on le voit sortir du tube médullaire à la face ventrale du cerveau postérieur, et il conserve toujours, par rapport à la racine commune du facial et de l'auditif, la même position. Il est resté grêle, mince ; sa racine aussi est uniquement fibrillaire, et ce nerf, après s'être dirigé en avant et un peu latéralement, après avoir obliqué du côté du globe oculaire, vient se terminer dans un faisceau de fibres musculaires situé à la partie postérieure de l'œil, et qui représente le *rectus externus ou posterior*. Dans le stade X le nerf de la sixième paire est aussi grêle et mince ; il part de la face ventrale du cerveau postérieur, mais sa racine est moins rapprochée de la ligne médiane de cette face. Il est plus ventral que le facial et l'auditif, mais émerge des centres nerveux presque à la même hauteur que ces derniers. Il ne renferme aucune cellule ganglionnaire, et il est recouvert à sa périphérie d'une seule rangée de cellules mésodermiques. Sur des coupes longitudinales aussi bien que sur des coupes transversales, ce nerf ne paraît se rattacher à la moelle allongée que par une seule racine qui est fibrillaire. Il se dirige en avant et en haut, et vient aboutir au *rectus posterior* de l'œil.

Comparons maintenant les résultats obtenus avec ceux de Marshall chez les Élasmobranches. Cet auteur en étudiant des coupes longitudinales passant près du plan médian de l'embryon, vit à la face ventrale du cerveau postérieur sortir un nerf qui vient se terminer dans le muscle *rectus externus* de l'œil, et qu'il reconnut pour être le nerf abducens. Celui-ci ne présentait pendant tout son trajet aucune cellule ganglionnaire et les racines en étaient de même dépourvues. D'après les dessins de Marshall, l'abducteur se rattacherait au tube médullaire par cinq racines et même davantage ; en effet cet auteur

Digitized by Google

en a compté jusqu'à neuf, et celles-ci sont échelonnées sur une longueur assez considérable de la face ventrale du cerveau postérieur. Chez les lézards, le nerf de la sixième paire est loin d'atteindre le même degré de développement que chez les Elasmobranches; il se rattache au tube médullaire par une racine, deux tout au plus, qui sont très grêles et uniquement fibrillaires; le nerf lui-même est mince, difficile à suivre dans son trajet. Au point de vue histologique, mes résultats concordent complètement avec ceux de MARSHALL, car je n'ai pas trouvé de cellules ganglionnaires ni dans les racines ni dans le nerf. Pour la position, elle est aussi la même, l'abducteur partant des parties ventro-inférieures du cerveau postérieur, dans les lézards comme dans les Élasmobranches. Il est intéressant de noter que ce nerf apparaît assez tardivement et qu'il émerge des centres nerveux à la même hauteur que le facial et l'auditif.

Septième paire. Nerf facial. — Huitième paire. Nerf auditif. — Le nerf facial et le nerf auditif ont entre eux des relations si étroites, qu'on ne saurait les étudier l'un sans l'autre. Ils possèdent tous deux une racine commune qui émerge à la partie latéro-inférieure du cerveau postérieur un peu en arrière de celle de l'abducteur. (Voir planche XXVIII, fig. 2 et 4; planche XXX, fig. 1 et 3.) Cette racine du facial et de l'auditif est située plus près de la face ventrale que de la face dorsale. Elle ne tarde pas à se diviser en deux branches, l'une qui se dirige vers l'arc mandibulaire et qui constitue le nerf facial proprement dit, l'autre qui vient aboutir à la paroi de la vésicule auditive, et qui deviendra plus tard le nerf acoustique. Cet état de choses ne se rencontre que dans les tout jeunes embryons; plus tard, chacun de ces deux nerfs se développe, se ramifie, se différencie de plus en plus, et se trouve enfin constitué par un certain nombre de bran-

Digitized by Google

ches dont le trajet n'est pas toujours facile à suivre. — Dans le stade IV, les différentes branches du facial ne sont pas encore bien indiquées. Ce nerf vient s'unir à l'auditif et leur commune racine se rattache à la partie latéro-inférieure du cerveau postérieur. Comme je l'ai déjà dit en parlant du trijumeau, les embryons de ce stade examinés par la face dorsale, laissent voir deux rangées de replis médullaires bien développés. Ces replis sont au nombre de cinq pour chaque rangée, et la première sert de point de départ au trijumeau. En étudiant la série de ces replis, on constate que la troisième paire sert de point de départ à la racine commune du facial et de l'auditif. Du bord externe des replis de cette troisième paire part un prolongement qui a un aspect tout à fait ganglionnaire, car il est constitué par des cellules médullaires exactement semblables à celles du repli lui-même. Ce prolongement se porte latéralement et vient aboutir près du bord supérieur et interne de la vésicule auditive. (Voir planche XXIX, fig. 1 et 2).

Si maintenant on étudie des coupes longitudinales, sur lesquelles le trajet du nerf est plus facile à suivre, on voit qu'après être sortie des centres nerveux, la racine commune rencontre une masse ganglionnaire assez volumineuse, laquelle se compose de cellules arrondies, à noyaux bien distincts, ronds aussi, et à protoplasma granuleux. Ce ganglion présente deux prolongements, l'un partant de la partie supérieure et plus ventrale du ganglion, c'est l'origine du facial proprement dit. l'autre partant de la partie inférieure et plus dorsale de la masse ganglionnaire, et qui représente l'origine du nerf auditif. Dans ce stade le facial, aussitôt après s'être séparé de l'auditif, se renfle un peu, devient assez large, et cette partie renflée renferme un certain nombre de cellules ganglionnaires ; puis peu à peu le facial se rétrécit, s'effile, les cellules ganglionnaires disparaissent, et alors il est presque exclu-

Digitized by Google

sivement constitué par des fibrilles nerveuses. Ce nerf se dirige d'abord en avant, puis il se recourbe vers le haut, longe le bord antérieur du corps et le bord postérieur de la cavité hyomandibulaire et forme la branche palatine du facial. On distingue encore une seconde branche plus superficielle qui part de la portion renflée du facial, se dirige en haut et en avant, et vient se rendre dans l'arc mandibulaire; c'est la branche faciale proprement dite. Ce sont là les deux seules branches du nerf de la septième paire que j'aie observées dans ce stade; il m'a été impossible de découvrir une troisième branche que MARSHALL et BALFOUR ont décrites chez les Élasmobranches. D'après le premier de ces auteurs, de la partie supérieure et antérieure du ganglion du facial part une branche assez large qui se dirige en avant le long de la face dorsale de la tête, et vient aboutir à la partie antérieure de la région céphalique. Cette branche est située droit au-dessus du nerf ophtalmique du trijumeau, et MARSHALL l'a désignée sous le nom de branche ophtalmique de la septième paire. Dans le stade IV je n'ai pu découvrir aucune trace de la branche ophtalmique du facial ni sur des coupes longitudinales, ni sur des coupes transversales. Quant au nerf de la huitième paire ou auditif son trajet est fort court; il prend naissance à la portion inférieure et dorsale du ganglion commun, lequel se trouve déjà presque appliqué contre le bord supérieur et interne de la vésicule auditive; il se porte latéralement, un peu en bas et vient se ramifier sur les parois de la vésicule optique. Dans le stade VI les replis médullaires ont presque entièrement disparu, la racine commune du facial et de l'auditif émerge à la partie latéro-inférieure du cerveau postérieur un, peu en arrière, mais à la même hauteur que la racine de la sixième paire. La racine commune de la septième ou huitième paire se porte latéralement; elle est

Digitized by Google

volumineuse et renferme un grand nombre de cellules; elle se renfle en un gros ganglion qui est placé près du bord antérieur et interne de la vésicule auditive. De ce gros ganglion part le facial et l'auditif. Sur des coupes longitudinales, ce ganglion affecte plus ou moins la forme d'une équerre dont l'ouverture serait tournée du côté ventral. La branche horizontale de l'équerre donne naissance au nerf facial, la branche verticale au nerf auditif. Peu après sa sortie du ganglion commun, le facial se renfle en une petite masse ganglionnaire et se divise en deux branches, dont l'une, la branche faciale proprement dite, vient se rendre à la partie postérieure de l'arc mandibulaire et croise le nerf maxillaire inférieur du trijumeau et dont l'autre, la branche palatine, longe le bord postérieur de la cavité hyomandibulaire et se dirige plus ou moins parallèlement à la branche maxillaire supérieure du trijumeau. Je n'ai pu dans ce stade non plus découvrir la troisième branche ou branche ophtalmique de la septième paire. Le nerf auditif ne présente pas de particularités; il se dirige latéralement et en bas pour venir se ramifier sur les parois de la vésicule auditive. — Dans le stade IX, le facial et l'auditif ont aussi une origine commune; ils viennent se rattacher à la partie latéro-inférieure du cerveau postérieur par une grosse racine qui, sur des coupes transversales, comprend à peu près le tiers de la longueur des faces latérales de la moelle allongée. Cette racine est constituée par des fibrilles auxquelles s'ajoutent un très grand nombre de cellules. Si l'on examine ces cellules à un fort grossissement, on voit que la plupart d'entre elles sont plus petites, plus allongées que les cellules ganglionnaires et sont des éléments mésodermiques, mais à côté de ces éléments mésodermiques on reconnaît d'autres cellules plus arrondies, plus volumineuses qui sont identiques à des cellules ganglionnaires. La racine

Digitized by Google

commune de la septième et de la huitième paires, quoique très large, est très courte. Tout près des faces latérales du cerveau postérieur, entre lui et la vésicule auditive, elle rencontre un ganglion ayant la forme d'un ellipsoïde et dont le grand axe est dorso-ventral. C'est de ce ganglion que partent le facial et l'auditif. Le facial, après sa sortie du ganglion, se renfle lui-même en un petit ganglion qui se rattache au ganglion commun, mais qui en est pourtant nettement séparé. Il est situé un peu en avant de la moelle allongée, il est donc plus ventral que le ganglion commun. Dans ce stade comme dans les précédents le facial ne comprend que deux branches; 1° la branche palatine qui est développée, elle part du ganglion du facial, remonte le long du bord antérieur du corps puis, arrivée à peu près à la hauteur du nerf maxillaire supérieur du trijumeau, elle se recourbe en avant et se dirige plus ou moins parallèlement à ce nerf; 2° la branche faciale proprement dite qui part aussi du ganglion du facial se dirige en avant et en haut pour venir aboutir à la partie postérieure de l'arc mandibulaire. Je n'ai pu trouver ni sur des coupes transversales, ni sur des coupes longitudinales la branche ophtalmique de la septième paire. Les branches du facial sont exclusivement formées de fibres entourées d'une couche de cellules mésodermiques. On ne rencontre pas sur leur trajet de cellules ganglionnaires. Le nerf auditif part de la partie moyenne et inférieure du ganglion commun; quelques-unes de ses fibres se dirigent latéralement et se ramifient sur la paroi antérieure de la vésicule optique; d'autres descendent le long de la vésicule auditive et viennent se ramifier à la partie inférieure et sur le côté de celle-ci. — Dans le stade suivant, le n° X, les nerfs facial et auditif présentent les mêmes caractères essentiels que dans les stades précédents aussi ne sera-t-il pas nécessaire de les décrire à nouveau.

Digitized by Google

Ils ont une racine commune et cette racine occupe par rapport aux centres nerveux la même position que dans les stades précédents. Elle est passablement allongée et ses fibres, après avoir pénétré dans les faces latérales du cerveau postérieur, peuvent se suivre presque jusqu'à la ligne médiane de la moelle allongée et viennent probablement se perdre en partie du moins dans les cellules médullaires de la couche profonde ou interne de celle-ci. La racine commune de la septième et de la huitième paire est large mais courte et aussitôt après sa sortie des centres nerveux elle rencontre le ganglion commun qui est encore plus allongé que dans le stade précédent et dont le grand axe est toujours dorso-ventral. De l'extrémité dorsale de ce ganglion part le nerf auditif comprenant deux et même trois faisceaux nerveux situés dans des plans différents et venant se ramifier dans les diverses parties de l'organe de l'ouïe, canaux semi-circulaires, vestibule et colimaçon. De l'extrémité ventrale de la racine part un faisceau de fibres qui traverse en le longeant le bord ventral du ganglion commun et qui vient aboutir à un second ganglion plus petit que le précédent situé un peu plus en avant et en dehors; le ganglion du facial. Le nerf facial se divise comme dans les autres stades en deux branches, je n'ai pu découvrir une troisième branche correspondant à la branche ophtalmique de MARSHALL.

Le nerf facial et le nerf auditif ont été déjà étudiés dans un certain nombre de types de vertébrés. KÖLLIKER a observé le développement du nerf acoustique chez le lapin, il l'a vu naître du cerveau postérieur, derrière le trijumeau et immédiatement devant la vésicule auditive et son rudiment présentait beaucoup d'analogie avec celui du trijumeau. A cet état il se compose d'un ganglion piriforme plus petit que celui du trijumeau et rattaché à la face dorsale du tube médullaire par une bande de cellules; la

Digitized by Google

face interne de ce ganglion était appliquée contre la face latérale du cerveau postérieur et sa face externe n'était séparée que par une mince couche mésodermique de l'ectoderme formant l'ébauche de la vésicule auditive. D'après Kölliker, chez le lapin ce ganglion acoustique renfermait peut-être aussi le facial. Le même auteur a constaté que chez le poulet le nerf acoustique était déjà exquissé à fin du second jour. Il était représenté par une sorte de bourrelet situé sur la ligne médio-dorsale de la moelle et duquel partait de chaque côté un appendice aplati longeant les faces latérales de la moelle et située entre celle-ci et l'entoderme. Dans cette ébauche du nerf auditif le facial se trouve probablement compris. Marshall et Balfour dans leurs travaux sur les Élasmobranches ont aussi observé que le facial et l'auditif ont une origine commune, c'est-à-dire qu'il n'existe qu'une seule racine pour ces deux nerfs. D'après Marshall cette racine unique présente le même aspect ganglionnaire que celle du trijumeau. Chez les Élasmobranches dans des stades relativement peu avancés le facial est un nerf dont la largeur est même plus considérable que celle du trijumeau ; tout d'abord sa racine est ganglionnaire mais plus tard il développe de nouvelles racines non ganglionnaires. Ce nerf se divise en trois branches : 1° une palatine, 2° une hyoïdienne, 3° une ophtalmique. Cette dernière serait parallèle à la branche ophtalmique du trijumeau mais serait située plus près de la face dorsale de la tête. — Chez les lézards le facial et l'auditif présentent les mêmes grands traits généraux que chez les poissons, oiseaux et mammifères. Dans les embryons très peu avancés, on le voit naître au-dessous du trijumeau à la partie dorso-latérale du cerveau postérieur. Il se présente sous forme de prolongement ganglionnaire du tube médullaire et se rattache à la face dorsale de ce tube par une bande de

Digitized by Google

cellules qui va en s'amincissant du ganglion à la ligne médio-dorsale du cerveau postérieur. Dans des stades un peu plus avancés chez lesquels les replis médullaires sont déjà bien distincts on reconnaît que cette ébauche du nerf acoustique se rattache à la troisième paire de ces replis. Le nerf acoustique subit le même déplacement apparent que le trijumeau, c'est-à-dire que par l'élargissement du cerveau postérieur les replis médullaires s'écartent les uns des autres, et que ainsi, la racine de l'acoustique d'abord dorsale paraît s'être déplacée et être devenue ventrale. Du reste cette racine n'est jamais complètement ventrale, elle est toujours située sur les côtés du cerveau postérieur mais plus près de la face ventrale que de la face dorsale. Si l'on suit le développement de l'ébauche du nerf acoustique l'on constate que cette ébauche n'est pas seulement l'origine du nerf auditif mais aussi l'origine du facial. Plus tard ces deux nerfs tendent à se séparer toujours plus, le facial formant près de son point de départ un petit ganglion nettement distinct du ganglion commun. Cependant dans le stade VI le ganglion du facial est plus ou moins appliqué sur ce dernier. Dans le stade X la disposition est un peu différente; le bord ventral de la racine de la septième et de la huitième paire présente un faisceau de fibres qui se délimite facilement du reste de la racine. Ce faisceau se dirige latéralement et vient traverser le bord ventral du ganglion commun avant de se rendre au ganglion du facial. Pendant tout son trajet il demeure assez distinct et l'on pourrait presque considérer ce faisceau de fibres comme une racine propre du facial. En tout cas il est intéressant de comparer les nerfs facial et auditif avec le trijumeau. Dans ce stade X le trijumeau montrait deux racines, l'une plus ventrale indépendante du ganglion de Gasser, l'autre plus dorsale aboutissant à ce ganglion. Et dans ce même stade la racine commune du

Digitized by Google

facial et de l'auditif se divise aussi en deux portions : une portion dorsale beaucoup plus volumineuse se rendant au ganglion commun, laquelle est le point de départ du nerf acoustique et peut se comparer à la racine dorsale du trijumeau; une portion ventrale plus petite formée exclusivement de fibres et qui ne fait que traverser le ganglion commun pour se rendre au ganglion du facial. Cette sorte de racine faciale correspondrait à la racine ventrale du trijumeau. — Si des nerfs on passe à leurs différentes branches, les résultats ne concordent plus avec ceux de Balfour et de Marshall dans ce sens qu'au lieu de trois branches du facial je n'ai pu en rencontrer chez les lézards que deux. La branche ophtalmique de la septième paire paraît faire complètement défaut. — En résumé le facial et l'auditif ont une racine commune et ganglionnaire partant des faces latéro-inférieures du cerveau postérieur. Le facial se renfle en un petit ganglion et se divise en deux branches. L'auditif ne présente pas de particularités.

Neuvième paire. Nerfs glossopharyngiens. (Voir planche II, fig. 1 à 4.) — Le glossopharyngien est un nerf qui dans le stade IV se montre complètement indépendant du pneumogastrique. Il naît à la partie inférieure du cerveau postérieur, un peu au-dessous de la vésicule auditive et sa racine vient se rattacher à la face latérale du tube médullaire, mais tout près de la face dorsale. Cette racine, la seule que possède le glossopharyngien, du moins dans ce stade, n'a pas une apparence ganglionnaire bien marquée; elle renferme à côté des fibres nerveuses, des cellules qui sont plutôt de nature mésodermique que de nature ganglionnaire. Elle se distingue fort peu du reste du nerf. Celui-ci après sa sortie des centres nerveux se dirige latéralement et en avant, longeant plus ou moins le bord inférieur de la vésicule

Digitized by Google

auditive. Arrivé à la partie antérieure du corps il rencontre un petit ganglion, le ganglion du glossopharyngien qui est beaucoup plus développé dans les stades suivants. Par sa position, ce ganglion correspond au premier arc branchial. Les rapports qui unissent le nerf de la neuvième paire au pneumogastrique, ne sont pas si clairement indiqués chez les lézards que chez les Élasmobranches. Le glossopharyngien dans ce stade IV est bien rattaché au vague par une étroite bande nerveuse, laquelle n'est que la continuation de celle qui relie entre elles les différentes racines du pneumogastrique, mais cette bande est moins large et moins bien marquée que ne l'indique Balfour dans la fig. 271 de son traité d'Embryologie comparée. En outre ce même auteur a observé dans les embryons d'Élasmobranches une seconde bande nerveuse unissant aussi le glossopharyngien aux branches qui constituent le nerf vague. Cette seconde bande située plus près du bord ventral du corps a été désignée par Balfour sous le nom de commissure ventrale par opposition à la première qui a reçu le nom de commissure dorsale. La commissure ventrale quoique large et bien développée chez les Élasmobranches, fait défaut chez les lézards, du moins je n'ai pu constater son existence dans ce stade.

Dans le stade VI le glossopharyngien naît à la partie inférieure du cerveau postérieur; il sort des centres nerveux un peu au-dessous et en arrière de la racine commune du facial et de l'auditif. Sa racine part de la face latérale du tube médullaire, mais plus près de la face dorsale que de la ventrale. Elle a une apparence ganglionnaire plus marquée que dans le stade précédent; toutefois il est très difficile de dire si à côté des cellules mésodermiques il existe dans cette partie un peu renflée de la racine du glossopharyngien des cellules réellement ganglionnaires.

La racine de la neuvième paire est rattachée au vague

Digitized by Google

par une étroite bande composée exclusivement de fibres nerveuses et qui relie aussi les unes aux autres toutes les racines du pneumogastrique. La commissure dorsale est donc visible dans ce stade, mais je n'ai pu observer de commmissure ventrale. Le glossopharyngien est un nerf assez étroit, il est moins large que le vague. Il se porte un peu latéralement et en avant, longe le bord inférieur et interne de la vésicule auditive, et aboutit près du bord antérieur du corps à un petit ganglion duquel partent deux faisceaux de fibres; l'un se dirige en haut et en avant, l'autre en bas et en avant. Le nerf de la neuvième paire correspond au premier arc branchial. Il est essentiellement constitué par des fibres nerveuses, auxquelles sont mélangées des cellules mésodermiques surtout distribuées à la périphérie du nerf. — Dans le stade IX le glossopharyngien est assez développé. Sur des coupes transversales ont le voit émerger de la partie médiane des faces latérales du cerveau postérieur. Il ne possède qu'une seule racine qui est un peu renflée à sa base, et présente le même aspect, presque ganglionnaire, que dans le stade précédent. Toutefois si on examine cette racine à un fort grossissement, on constate que les cellules qu'elle renferme sont plus petites que les cellules ganglionnaires, un peu allongées, fusiformes, et sont tout à fait identiques aux cellules mésodermiques, qui, sous forme d'une mince couche, bordent les centres nerveux. Le glossopharyngien se porte latéralement et en avant, longe le bord inférieur et interne de la vésicule auditive, puis rencontre sur son trajet un ganglion situé en avant et au-dessous de l'oreille près du bord antérieur ou ventral du corps. Ce ganglion glossopharyngien donne naissance à deux branches, dont l'une assez volumineuse se dirige un peu en bas et en avant, et devient plus ou moins parallèle à l'une des branches du pneumogastrique, puis

Digitized by Google

elle se recourbe, remonte dans le bourgeon maxillaire et vient s'y perdre. Cette branche du glossopharyngien se relie au vague par une anastomose. La seconde branche qui part du ganglion de la neuvième paire est moins importante et beaucoup plus étroite que la première, elle se dirige d'abord un peu en arrière, puis se recourbe vers le haut, et après un court trajet se perd le long du bord postérieur de la région pharyngienne. La racine du glossopharyngien n'est plus dans ce stade rattachée aux racines du pneumogastrique par une commissure dorsale distincte. — Dans le stade X, le glossopharyngien présente les mêmes caractères que dans le stade IX ; il naît des faces latérales de la partie inférieure de la moelle allongée, sa racine renferme de nombreuses cellules mésodermiques. Ce nerf rencontre un ganglion et se divise aussi en deux faisceaux ; il s'anastomose avec le pneumogastrique, et on ne distingue plus de commissure dorsale. La branche de ce nerf qui se rend aux muscles du pharynx, rencontre sur son trajet un petit ganglion qui appartient probablement au système sympathique.

Le développement du glossopharyngien a été surtout étudié chez les Élasmobranches et chez le Poulet. On a bien aussi quelques données sur le développement de ce nerf chez les mammifères, mais elles sont moins complètes. Kölliker en étudiant des embryons de lapin de de 9 et 10 jours, a observé derrière la vésicule auditive une ébauche nerveuse qu'il considère comme correspondant à la neuvième et à la dixième paires réunies ou à l'une des deux. Marshall a constaté chez le poulet que le glossopharyngien et le pneumogastrique ont entre eux les mêmes rapports que le facial et l'auditif, c'est-à-dire qu'ils auraient une origine commune. D'après Balfour on voit apparaître chez les Élasmobranches en arrière de la vésicule auditive un certain nombre de racines nerveu-

Digitized by Google

ses qui se rattachent aux parties latéro-dorsales du cerveau postérieur, et qui constituent le glossopharyngien et le pneumogastrique. Ainsi chez les Élasmobranches les nerfs de la neuvième et de la dixième paire, quoique intimement rattachés les uns aux autres par des commissures dorsales et ventrales, n'ont pas une origine commune. Chez les lézards en étudiant des stades plus inférieurs que le stade IV, j'ai toujours constaté que le glossopharyngien et le vague se présentaient sous forme d'une série de petites racines, situées au-dessous de la vésicule auditive et émergeant des parties latéro-dorsales du cerveau postérieur. Plus tard, ces racines deviennent plus ventrales, ce qui tient évidemment à l'élargissement de la partie dorsale des centres nerveux pendant le cours du développement embryonnaire. La racine du glossopharyngien est dans les stades inférieurs rattachée à celles du vague par la commissure dorsale, mais les racines de ces deux nerfs n'ont pas une origine commune, et on ne peut pas du tout, du moins chez les lézards, comparer au point de vue des rapports qui les unissent, les nerfs de la neuvième et de la dixième paire avec le facial et l'auditif. Le glossopharyngien ne possède qu'une racine, laquelle ne présente d'abord pas de renflement à sa base; plus tard elle se renfle un peu et prend un faux aspect ganglionnaire dû à une accumulation de cellules mésodermiques. Ce nerf se rallie au vague par une commissure dorsale, mais il m'a été impossible de trouver une commissure ventrale correspondant à celle indiquée par Balfour chez les Élasmobranches.

En résumé, le glossopharyngien et le vague n'ont pas une origine commune, mais sont en relation par une bande nerveuse ou commissure dorsale. Le nerf de la neuvième paire rencontre sur son trajet un ganglion, et se divise en deux branches. Il correspond au premier arc

Digitized by Google

branchial et il s'anastomose avec le pneumogastrique. Sa racine n'est pas ganglionnaire.

Dixième paire. Le pneumogastrique ou vague. (Voir planche II, fig. 1 à 4; planche IV, fig. 1 à 3).— Dans le stade IV on voit les racines de ce nerf sortir le long du tube médullaire au-dessous du glossopharyngien. Ces racines émergent des parties inférieures et latéro-dorsales du cerveau postérieur. Elles sont unies les unes aux autres par la bande nerveuse ou commissure dorsale dont il a été question en parlant du glossopharyngien. Elles n'ont pas d'apparence ganglionnaire, mais renferment quelques cellules qui paraissent être de nature mésodermique. Dans ce stade les racines du vague sont au nombre de trois, relativement assez espacées les unes des autres, et qui correspondent à peu près au second, troisième et quatrième arcs branchiaux. Ces trois racines viennent se réunir en un seul tronc qui se dirige en avant plus ou moins parallèlement au glossopharyngien, et se bifurque près du bord antérieur ou ventral du corps. Dans le stade VI le pneumogastrique sort des parties inférieures et latérales de la moelle allongée. Il présente quatre racines et même davantage si l'on tient compte que deux de celles-ci sont bifurquées. Ces racines sont d'épaisseur inégale, ce sont les deux plus inférieures qui sont les plus importantes, les plus volumineuses. Elles renferment un grand nombre de cellules qui leur donnent une fausse apparence ganglionnaire, car elles paraissent toutes être de nature mésodermique. Les fibres des deux racines supérieures se recourbent fortement vers le bas et viennent rencontrer les fibres des deux racines inférieures de manière à ne constituer avec celles-ci qu'un seul tronc nerveux. Celui-ci se dirige en avant, il est presque parallèle au glossopharyngien, et rencontre un ganglion situé près du bord ventral du corps et correspondant à peu près au troisième arc branchial. Puis

Digitized by Google

ce tronc se bifurque, une partie des fibres se rendent du côté du bourgeon maxillaire, une autre partie descend et se rend du côté du cœur et du foie. Les racines du pneumogastrique sont reliées par la commissure dorsale qui, dans ce stade, est encore distincte. Dans un stade un peu plus avancé que le VI, le pneumogastrique est bien développé, et ses racines s'étendent sur une hauteur assez grande du tube médullaire; elles commencent presque au niveau du premier arc branchial droit au-dessous du glossopharyngien, et la dernière de ces racines est située au-dessous du dernier arc branchial. Dans ce stade les racines de la dixième paire sont au nombre de huit, de grosseur inégale et réparties en deux groupes, l'un supérieur, l'autre inférieur. (Voir planche III, fig. 4.) Le groupe supérieur ne comprend que deux racines qui, peu après leur sortie de la moelle allongée, se réunissent entre elles. La branche ainsi formée se dirige en bas et en avant, et vient rejoindre la branche qui résulte de l'union des racines du groupe inférieur. Celles-ci sont au nombre de six, dont la première ou la supérieure est la plus volumineuse. Les fibres des cinq autres racines de ce groupe se recourbent vers le haut, s'unissent les unes aux autres et la bande nerveuse ainsi formée s'unit aux fibres de la première racine pour constituer une branche assez large, qui se dirige en avant et ne tarde pas à rencontrer la branche du groupe supérieur. Le tronc commun aboutit à un ganglion et se bifurque en une branche ascendante et une branche descendante. Dans le stade IX le pneumogastrique émerge des faces latérales du tube médullaire par quatre racines et même probablement par cinq, car la première est légèrement bifurquée. Elles renferment un grand nombre de cellules mésodermiques et se divisent en deux groupes, le supérieur ne comprend qu'une seule

Digitized by Google

racine volumineuse, légèrement bifurquée ; le second comprend trois racines dont les fibres s'unissent les unes aux autres et viennent rejoindre celles du groupe supérieur pour former un tronc commun. Ce dernier se dirige en avant, aboutit à un ganglion et se bifurque, les deux branches qui résultent de cette bifurcation sont assez larges et se rendent l'une dans la machoire inférieure l'autre du côté du cœur et du foie. En outre, du tronc commun part une branche descendante qui se dirige vers la partie caudale du corps ; elle est plus étroite que les deux autres, et je l'ai bientôt perdue de vue. Dans le stade X le pneumogastrique n'offre rien de particulier. Ses rapports avec le cerveau postérieur sont les mêmes que dans les stades précédents. Ses racines sont au nombre de deux, probablement davantage, et naissent des parties ventro-latérales de la moelle allongée. Ce nerf se divise comme dans le stade IX en trois branches, dont la branche descendante est assez grêle. Il rencontre sur son trajet un assez gros ganglion. Les racines du vague dans ce stade ne sont pas ganglionnaires.

Le pneumogastrique forme un groupe aussi complexe que celui du trijumeau, je n'ai pu suivre les premières traces de l'apparition de ce nerf, mais dans les stades les plus inférieurs que j'ai étudiés, j'ai toujours observé que le vague émergeait des parties latéro-dorsales du cerveau postérieur, qu'il avait une origine indépendante de celle du glossopharyngien, et qu'il se rattachait au tube médullaire au moins par trois racines distinctes. Puis ces racines en se développant convergent les unes vers les autres et leurs fibres se réunissent en un tronc commun. Chez les lézards il ne me semble donc pas possible d'admettre, comme l'a fait Marshall chez le poulet, une origine commune pour les nerfs de la neuvième et de la dixième paires. Balfour, chez les Élasmobranches, a aussi

Digitized by Google

constaté le long de la moelle allongée une série de racines partant de la face dorsale du tube médullaire, et dont la première représente le glossopharyngien et les autres le pneumogastrique. Ces racines du pneumogastrique seraient d'après cet auteur au nombre de quatre, et si on étudie les figures de BALFOUR relatives à ce nerf, on voit que ces quatre racines correspondent en réalité à quatre nerfs indépendants, lesquels en se rattachant les uns aux autres, constituent un nerf composé. Les nerfs du vague correspondent chacun à un arc branchial, le premier au second arc branchial, le second au troisième arc branchial, le troisième au quatrième arc branchial et enfin le quatrième nerf au cinquième arc branchial. Ces quatre nerfs sont reliés entre eux et au glossopharyngien par deux commissures, l'une dorsale, l'autre ventrale. Chez les lézards la disposition du pneumogastrique n'est pas tout à fait la même. Les racines varient beaucoup de nombre, puisque dans certain stade on en constate trois à quatre, dans d'autres jusqu'à huit. Ces racines ne présentent donc plus vis-à-vis des arcs branchiaux des rapports aussi étroits, aussi bien déterminés que chez les Élasmobranches. En outre, s'il existe une commissure dorsale, la commissure ventrale fait par contre complètement défaut. De plus on ne peut plus considérer ces racines du vague comme correspondant à des nerfs indépendants, puisqu'elles varient en nombre d'un stade à l'autre et cela même dans des proportions assez considérables, et que, peu après leur sortie des centres nerveux, elles s'unissent les unes aux autres pour ne former qu'un seul tronc nerveux, ce qui n'est pas le cas chez les Élasmobranches. Les racines du vague ne sont pas réellement ganglionnaires ; elles en ont quelquefois l'apparence, ce qui est dû à la grande quantité de cellules mésodermiques qu'elles renferment. Les branches du vague sont en

Digitized by Google

relation avec des ganglions du système sympathique avec le glossopharyngien et avec le spinal, mais je n'ai pu trouver la commissure qui unit le pneumogastrique au ganglion de Gasser du trijumeau et qui a été figurée par WIEDERSHEIM dans son dessin des nerfs crâniens de l'*Anguis fragilis*. Peut-être ne se développe-t-elle que très tard. — Dans les embryons peu avancés, les racines du vague naissent des parties latéro-dorsales du cerveau postérieur tout près de la face dorsale. Plus tard elles paraissent descendre et devenir plus ventrales. Il en est pour ce nerf comme pour les précédents; ce déplacement des racines n'est qu'apparent et il a pour cause l'élargissement que subit la partie dorsale des centres nerveux durant le cours du développement embryonnaire.

Onzième et douzième paires. Nerf spinal et nerf hypoglosse. — Je n'ai pas l'intention de décrire ces deux paires de nerfs comme je l'ai fait pour les nerfs précédents. Non seulement elles n'offrent rien de bien intéressant chez les Lézards, mais de plus on peut et même on doit les considérer comme des nerfs spinaux et non comme des nerfs crâniens. Il me suffira donc de dire que le spinal est constitué par de petits faisceaux nerveux partant de la moelle épinière, et se réunissant les uns aux autres pour former ce nerf, lequel remonte le long du tube médullaire, et que l'hypoglosse n'est pas autre chose que les deux premiers nerfs spinaux.

II

Me voici arrivé à la fin de ce travail, et maintenant que j'ai terminé la description de la marche générale du développement des nerfs crâniens chez les Lézards, il ne

Digitized by Google

me reste qu'à comparer mes résultats avec ceux obtenus chez d'autres vertébrés et à voir les conclusions qu'on en peut tirer. Une des questions les plus importantes est évidemment celle de la correspondance des nerfs crâniens avec les nerfs spinaux. BALFOUR, dans ses recherches sur les Élasmobranches, n'ayant rien pu trouver dans les nerfs crâniens qui corresponde aux racines antérieures des nerfs spinaux, émit l'opinion que ces deux groupes de nerfs ne sont pas tout à fait comparables entre eux, et que les différences qui les caractérisent tiennent à ce que la tête et le tronc se sont différenciés l'un de l'autre à un état du développement dans lequel les nerfs des deux groupes possédaient seulement une racine postérieure à la fois sensitive et motrice. Une semblable racine se retrouve encore dans l'*amphioxus* dont les nerfs spinaux sont dépourvus de racines antérieures. Celles-ci se seraient donc développées par suite d'une différenciation spéciale des nerfs spinaux, différenciation qui ne se serait produite qu'après la séparation du corps en tête et en tronc, et qui, par conséquent, n'aurait pas intéressé les nerfs crâniens. L'hypothèse de BALFOUR fut surtout attaquée par MARSHALL. Cet auteur a montré que chez le poulet et les Élasmobranches le nerf de la sixième paire ou nerf abducteur ne renfermait, ainsi que ses racines, aucune cellule ganglionnaire; en outre il a trouvé que les nerfs trijumeau et moteur oculaire possédaient des racines non ganglionnaires apparaissant plus tard que la racine proprement dite ou ganglionnaire. MARSHALL considère ces racines non ganglionnaires comme équivalant morphologiquement aux racines antérieures des nerfs spinaux et il affirme que la sixième paire se comporte vis-à-vis de la septième comme une racine spinale antérieure vis-à-vis de sa racine dorsale. Dans son mémoire sur les nerfs des Élasmobranches il va jusqu'à dire que le nerf abducteur doit être regardé comme la

Digitized by Google

racine antérieure de la septième paire. En admettant même que les résultats obtenus par MARSHALL soient complètement vrais, ils ne prouvent pas d'une manière suffisante que les racines non ganglionnaires du moteur oculaire, du trijumeau et de l'abducteur jouent le même rôle que les racines antérieures des nerfs spinaux. Tout d'abord la présence de ces racines non ganglionnaires, du moins pour les nerfs de la troisième et de la cinquième paires, n'est pas un fait général chez les Vertébrés ; j'ai étudié un assez grand nombre des stades de lézard et il m'a été impossible de constater la présence de ces racines pour le moteur oculaire et le trijumeau. Le moteur oculaire s'est partout montré rattaché au tube médullaire par une seule racine d'apparence ganglionnaire et le trijumeau dans presque tous les stades ne présentait aussi qu'une seule racine renfermant à la fois des fibres sensitives et des fibres motrices. C'est dans le stade X seulement que ce nerf s'est trouvé posséder deux racines sortant des parties latéro-ventrales du cerveau postérieur et dont la plus dorsale seule traversait le ganglion de Gasser. Mais à part cela je n'ai pu découvrir au trijumeau d'autres racines non ganglionnaires. Du reste comme l'a fait remarquer BALFOUR la présence de ces racines chez les Élasmobranches n'a pas toute la valeur que MARSHALL lui attribue, car celles-ci viennent rejoindre la racine proprement dite ou racine à ganglion du moteur oculaire et du trijumeau entre le ganglion et les centres nerveux et non pas, comme pour les nerfs spinaux, entre le ganglion et la partie terminale du nerf. De plus si les racines non ganglionnaires sont les équivalents des racines spinales antérieures, il serait difficile d'expliquer le rôle que jouerait le nerf de la quatrième paire ou nerf trochléaire. En effet, ce dernier, du moins chez le Lézard, ne présente pas à son origine de renflement ganglionnaire, sa racine est

Digitized by Google

exclusivement formée de fibrilles nerveuses entourées d'une couche de cellules mésodermiques, mais ne renferme aucune cellule ganglionnaire. Puisque cette racine fibrillaire est l'équivalente d'une racine spinale antérieure, elle doit évidemment correspondre à une racine ganglionnaire et celle-ci n'existant pas dans le trochléaire lui-même, ira-t-on considérer ce nerf de la quatrième paire comme une racine antérieure soit du moteur oculaire, soit du trijumeau ? Certainement non. Ainsi on ne peut donc identifier les racines non ganglionnaires des nerfs crâniens aux racines antérieures des nerfs spinaux, puisque les premières peuvent exister sans que l'on rencontre de racines ganglionnaires correspondantes. — On se heurte aux mêmes difficultés si l'on veut admettre que le nerf abducteur doit être regardé comme la racine antérieure de la septième paire. En effet, la sixième paire sort du cerveau postérieur à peu près à la même hauteur que la faciale et plutôt un peu plus bas; la racine antérieure serait donc inférieure à la racine dorsale qui lui correspond, ce qui n'est pas le cas dans les nerfs spinaux. En outre, le nerf abducteur ne vient jamais se réunir au nerf facial, de sorte que les deux racines restent ici complètement indépendantes, tandis que dans les nerfs spinaux elles se réunissent toujours l'une à l'autre. Il ne faut pas non plus oublier que la racine ganglionnaire de la septième paire donne naissance à la fois au facial et à l'auditif et qu'elle renferme ainsi des fibres motrices à côté de fibres sensitives, de sorte qu'on ne peut l'identifier à la racine postérieure des nerfs spinaux, laquelle est toujours purement sensitive.

Enfin on comprendrait difficilement que le nerf facial représentant la racine postérieure de l'abducteur soit, chez les Poissons, intimement uni au nerf de la cinquième paire (dans les Poissons le facial et le trijumeau

Digitized by Google

ont des racines communes) alors que dans cette même classe du moins chez les Téléostéens, les Ganoïdes, l'abducteur est un nerf indépendant et ne fait pas partie du groupe du trijumeau. — D'après ce qui précède il me semble très peu probable d'admettre avec MARSHALL que les racines non ganglionnaires des nerfs crâniens doivent être considérées comme morphologiquement équivalentes aux racines antérieures des nerfs spinaux, et je me range tout à fait à l'opinion de BALFOUR d'après laquelle les racines non ganglionnaires des nerfs crâniens seraient les analogues et non les homologues des racines antérieures des nerfs spinaux. Pour expliquer les différences qui caractérisent ces deux groupes de nerfs, on est conduit à admettre que les nerfs crâniens et spinaux se trouvaient encore dans un état relativement simple et rudimentaire lorsque s'est produite la différenciation du corps en tronc et en région céphalique. Ce serait donc seulement après cette différenciation que ces deux groupes de nerfs se seraient développés davantage et qu'ils auraient acquis dans leur évolution des caractères spéciaux, en rapport avec les régions du corps nouvellement formées. De même qu'il s'est développé parmi les nerfs crâniens des nerfs purement sensitifs tels que l'olfactif, l'optique et l'auditif, il s'est aussi développé parmi eux des nerfs purement moteurs à racines non ganglionnaires tels que le trochléaire et l'abducteur, d'autres enfin sont restés à la fois sensitifs et moteurs tels que le trijumeau, le facial. Mais quelles que soient les différences qui séparent les nerfs crâniens les uns des autres, différences dues aux diverses fonctions qu'ils sont appelés à remplir, on doit considérer ces nerfs moteurs du moins chez les Vertébrés supérieurs (Reptiles, Oiseaux, Mammifères) comme des individualités et non comme des simples racines antérieures des nerfs ganglionnaires.

Digitized by Google

Un autre point très important est celui de l'origine, du mode de formation des nerfs crâniens. His et Marshall ont tous les deux rencontré chez le poulet une formation particulière qui servirait de point de départ au développement des nerfs crâniens comme des nerfs spinaux et que le premier de ces embryologistes a désignée sous le nom de cordon intermédiaire. Ce cordon est situé entre le bord dorsal du tube médullaire encore incomplètement fermé et l'épiblaste externe. Pour mon compte je n'ai pu trouver chez le lézard de cordon intermédiaire. Les nerfs dans ce type se développent après que s'est faite la fermeture du tube médullaire et on les voit apparaître sous forme de petits bourgeons ou de petits prolongements cellulaires ou fibrillaires partant de la face dorsale des centres nerveux. Plus tard les racines de ces nerfs paraissent descendre et se rapprocher toujours plus de leur face ventrale. Cette descente des nerfs ganglionnaires crâniens s'explique d'après Marshall par l'hypothèse que leurs racines se détachent à un moment donné de la face dorsale des centres nerveux et viennent s'unir au tube médullaire plus près de la face ventrale. Cette hypothèse me paraît bien hasardée; elle est en contradiction du moins chez le lézard avec l'observation directe des faits; jamais dans aucun des stades que j'ai étudiés je n'ai observé de racines ganglionnaires se détachant et venant se ressouder au tube médullaire à un niveau plus inférieur. Comme je l'ai déjà indiqué en parlant du trijumeau, du facial et de l'auditif la descente des nerfs n'est pas réelle mais apparente; la position plus ventrale de leurs racines est due non à une soudure nouvelle avec le tube médullaire, mais à un élargissement et à un développement plus considérable de la portion dorsale des centres nerveux, élargissement qui a produit l'écartement de leurs parois et par suite la descente ou plutôt le déplacement apparent des racines qui y sont fixées.

Digitized by Google

CONCLUSIONS

Afin que l'on puisse facilement se rendre compte des résultats auxquels je suis arrivé dans ces recherches, il me paraît utile, pour terminer, de résumer en quelques lignes les points les plus importants de mon travail.

Chez les lézards, le cerveau antérieur donne naissance, en avant, à deux diverticules ou vésicules olfactives, et c'est aux dépens des parois de ces vésicules et aussi de celles du cerveau antérieur que se développent les fibres du nerf olfactif. A son origine, c'est-à-dire à son point de départ des centres nerveux, ce nerf n'a aucune apparence ganglionnaire. Il n'est visible que relativement tard. — Le nerf optique est représenté tout d'abord par les pédicules des vésicules optiques qui constituent les nerfs optiques primitifs. Ceux-ci, comme chez les Mammifères s'invaginent et prennent l'aspect d'une gouttière. Les fibres du nerf optique proprement dit se développent des centres nerveux vers l'œil. Elles prennent naissance dans les parois de la partie supérieure et postérieure du cerveau antérieur; toutefois il est très probable qu'une partie des fibres de ce nerf se forment directement aux dépens des cellules épithéliales qui constituent les parois des nerfs optiques primitifs. — Le moteur oculaire possède une racine d'apparence ganglionnaire; cet aspect, très marqué dans les jeunes embryons, tend à disparaître dans les stades avancés. Ce nerf possède un ganglion : le ganglion ciliaire d'où part le ramus ophthalmicus profondus. Ce dernier est donc une dépendance de la troisième paire et non du trijumeau (5me paire). Le moteur oculaire paraît se développer plus tard que le trijumeau, le facial et l'auditif. — Le nerf trochléaire est grêle et ne présente jamais qu'une racine partant de la face dorsale

Digitized by Google

du tube médullaire entre le cerveau moyen et le cerveau postérieur. Sa racine n'est composée que de fibres et n'a aucune apparence ganglionnaire. Il se développe relativement tard. — Le trijumeau ne possède d'abord qu'une seule racine, et ce n'est que dans les stades avancés qu'il montre deux racines, toutes deux situées plus près de la face ventrale que de la face dorsale du tube médullaire. La racine la plus ventrale passe au-dessous du ganglion de Gasser et constitue la branche maxillaire inférieure, toutefois cette branche reçoit aussi des fibres partant du ganglion de Gasser. La racine la plus dorsale pénètre dans ce ganglion et contribue à la formation de la branche maxillaire supérieure et de la branche ophtalmique du trijumeau. La branche maxillaire supérieure n'est d'abord qu'une dépendance de la branche maxillaire inférieure ou mandibulaire, puis elle s'en sépare plus tard. Il n'existe pas une branche indépendante partant du ganglion de Gasser et venant aboutir au ganglion ciliaire du moteur oculaire. La branche de communication de Marshall est un rameau de la branche ophtalmique du trijumeau. La racine de ce nerf a un aspect tout à fait ganglionnaire. Cette racine, primitivement dorsale, devient plus ventrale dans le cours du développement. Le ganglion de Gasser est parfaitement reconnaissable avant que les différentes branches du trijumeau soient bien visibles. Ce nerf est en relation avec la première paire des replis médullaires. — L'abducteur sort des centres nerveux, à la même hauteur que le facial et l'auditif, plutôt un peu plus bas. Sa racine ne renferme que des fibres nerveuses; elle n'est pas du tout ganglionnaire. Ce nerf ne possède qu'une racine, peut-être deux; en tout cas, pas davantage. Il apparaît relativement tard. — Le facial et l'auditif ont une racine commune et ganglionnaire. Celle-ci est en relation avec la troisième paire des replis médullaires. Dans les stades

Digitized by Google

avancés, la racine commune se divise plus ou moins en deux parties; une partie dorsale qui est le point de départ du nerf auditif, et une partie ventrale qui est le point de départ du facial. Ce dernier nerf présente sur son trajet un petit ganglion et se divise en deux branches : 1° une branche palatine; 2° une branche faciale proprement dite. Je n'ai pu constater une branche ophtalmique de la septième paire. Le glossopharyngien naît du cerveau postérieur par une racine distincte; ainsi ce nerf et le pneumogastrique n'ont pas une origine commune. Il correspond au premier arc branchial. Sa racine n'a pas une apparence ganglionnaire bien marquée. Elle est rattachée aux racines du vague par une étroite bande nerveuse ou commissure dorsale : la commissure ventrale indiquée par Balfour chez les Élasmobranches fait défaut. — Le pneumogastrique comprend un nombre variable de racines. On en compte jusqu'à huit. Ces racines, dans les jeunes stades, sont rattachées par la commissure dorsale. Toutes ces racines viennent se réunir en un gros tronc commun qui donne naissance à trois branches; la branche descendante qui se dirige vers la partie caudale du corps est relativement peu développée chez les lézards. D'après Balfour, chez les Élasmobranches le pneumogastrique possède quatre racines qui correspondent aux 2me, 3me, 4me et 5me arcs branchiaux. Chez les lézards, les racines du vague ne présentent plus vis-à-vis des arcs branchiaux des rapports aussi étroits, aussi déterminés.

Tels sont, en résumé, les caractères principaux des nerfs crâniens chez les embryons de lézards; il ne reste plus qu'à faire ressortir un ou deux points d'une portée plus générale. En étudiant des embryons de différents âges appartenant à des stades relativement peu avancés, j'ai constaté, comme je l'ai fait voir en parlant de la cinquième paire, que le tube médullaire présente un certain

Digitized by Google

nombre de replis. Ces replis se rencontrent dans la région du cerveau postérieur et sont au nombre de cinq de chaque côté. Ils ont des caractères parfaitement définis, et l'on ne peut les considérer comme accidentels puisqu'ils se rencontrent chez tous les individus étudiés non seulement dans un seul stade, mais dans plusieurs, et qu'en outre ils concordent partout par le nombre et la disposition. On peut les étudier sur des embryons qui n'ont pas encore passé par les réactifs, mais il est préférable, pour bien les comprendre, de colorer ces embryons par le carmin borax et de les plonger dans l'essence de girofle jusqu'à ce qu'ils deviennent transparents. Si l'on examine alors l'embryon par la face dorsale, on voit ces cinq replis disposés de chaque côté de la ligne médiane du tube médullaire. Sur des coupes, ils ont la forme de petites lames plus ou moins quadrangulaires, tandis que, sur l'embryon entier, ils sont un peu plus larges à leur partie moyenne qu'à leurs extrémités et prennent ainsi un aspect fusiforme. Ces replis commencent un peu au-dessous de la vésicule auditive. Ils sont surtout bien développés dans les embryons correspondant au stade IV; ils sont encore légèrement visibles dans ceux correspondant au stade VI, et enfin ils sont complètement effacés dans les embryons correspondant aux stades IX et X. Mon attention a été attirée sur ces replis par le professeur Fol, qui les avait remarqués soit chez les oiseaux, soit chez les reptiles et m'en a montré des dessins; mais il ne les a pas étudiés de plus près. Kölliker mentionne quelque chose d'analogue chez les embryons plus jeunes, mais sans remarquer la régularité de cette disposition et sans en comprendre l'importance. Ces cinq paires de replis médullaires ne jouent pas toutes le même rôle; deux d'entre elles sont en relation très étroite avec le développement de nerfs crâniens : ce sont la première et la troisième paire. La

Digitized by Google

première est en relation avec le trijumeau; la troisième avec la racine commune du facial et de l'auditif. Il est intéressant de constater que le trijumeau d'un côté, le facial et l'auditif de l'autre, sont justement parmi les nerfs crâniens ceux dont les racines ont l'aspect ganglionnaire le plus marqué. En faisant des coupes dirigées parallèlement à la face dorsale du corps, on voit que la première et la troisième paire des replis médullaires présentent de petits renflements latéraux renfermant de nombreuses cellules médullaires et qui sont le point de départ du trijumeau et de la racine commune du facial et de l'auditif. Peu à peu ces renflements s'allongent, s'écartent du cerveau postérieur et les différentes parties des nerfs se développent. Plus tard, lorsque les replis médullaires se sont effacés, les racines des nerfs qui en dépendent paraissent provenir des parois mêmes du cerveau postérieur. Quant aux trois autres replis, ils ne sont pas en relation avec des nerfs crâniens; toutefois il est possible que la dernière paire soit en rapport avec le glossopharyngien, mais ce point nécessiterait de nouvelles recherches, car je n'ai pu m'en assurer d'une manière satisfaisante sur les séries de coupes que j'ai étudiées.

Une autre question très importante est celle-ci : les racines non ganglionnaires des nerfs crâniens doivent-elles être considérées comme morphologiquement équivalentes aux racines antérieures des nerfs spinaux. Balfour s'est déjà prononcé contre cette hypothèse, et il a admis que les racines non ganglionnaires des nerfs crâniens sont les *analogues* et non les *homologues* des racines antérieures des nerfs spinaux. Comme je l'ai montré dans la seconde partie de ce travail, s'il existe quelques ressemblances morphologiques entre les nerfs spinaux et les nerfs crâniens, les différences entre deux groupes de nerfs sont telles, que l'on ne peut les identifier l'un à l'autre. Cha-

Digitized by Google

cun de ces deux groupes a subi une évolution spéciale, déterminée par les conditions différentes dans lesquelles leur développement s'est effectué, et cette évolution a dû se faire après que la région céphalique se fut différenciée du tronc.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Balfour, A monograph of the development of Elasmobranch fishes 1878.
2. Balfour, A Treatise on comparative Embryology. Vol. II, 1881.
3. His, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1879.
4. Löwe (L.), Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Nervensystems. Morphogenesis des centralen Nervensystems. Berlin, 1880.
5. Gœtte, Die Entwickelungsgeschichte des Unke (Bombinator igneus). 1875.
6. Hensen, Zur Entwickelung des Nervensystems. — Virchow's Archiv. 1864.
7. Mihalkovics, Entwickelungsgeschichte des Gehirns. 1877.
8. A. Kölliker, Embryologie de l'homme et des animaux supérieurs. Traduction de l'allemand par Schneider. 1882.
9. Owsjannikow, Ueber das Centralnerversystem des Amphioxus lanceolatus. Bulletin de l'Académie de St-Pétersbourg. 1807.
10. Milnes Marshall, The development of the cranial nerves in the chick. Quart. Journ. of microsc. Science. 1878.
11. Milnes Marshall, On the head-cavities and associated, nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. XXI.
12. A. Milne Marshall and B. Spencer. Observations on the cranial Nerves of Scyllium. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. XXI.
13. C. Gegenbaur, Ueber die Kopfnerven von Heptanchus, etc. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.

Fischer, J.-G., Gehirnnerven der Saurier. Abhdlgn. Ver. Naturwiss. in Hamburg. Bd. 2. Abthlg. 2. Hamburg, 1852.

Digitized by Google

Digitized by Google

NOTES

POUR SERVIR A L'ÉTUDE DES

ÉCHINODERMES

PAR

P. DE LORIOL

Avec les planches XXXI, XXXII, XXXIII, XXXIV et XXXV.

J'ai l'intention de publier, sous ce titre, tous les documents inédits que je pourrai rassembler, propres à étendre le domaine de nos connaissances sur les Échinodermes, et, en particulier, la description des espèces nouvelles, soit vivantes, soit fossiles, qui me seront communiquées, comme aussi les faits nouveaux que je recueillerai peut-être sur des espèces déjà mentionnées, mais encore imparfaitement connues. Grâce à l'hospitalité que le Dr Fol a bien voulu m'accorder dans le Recueil zoologique, je pourrai utiliser ainsi des matériaux dont la description ne saurait entrer dans des mémoires spéciaux ou des monographies locales. Il ne sera évidemment pas possible d'apporter quelque ordre dans leur publication ; mais il pourra être remédié à cet inconvénient en donnant, de

Digitized by Google

temps à autre, une table alphabétique, pour faciliter les recherches.

Ce premier article sera consacré aux espèces suivantes:

Quatre Échinides jurassiques :

1° *Gymnodiadema Choffati*, P. DE LORIOL, Callovien.
2° *Codiopsis lusitanicus*, P. DE LORIOL, Lusitanien.
3° *Polycyphus Ribeiroi*, P. DE LORIOL, Lusitanien.
4° *Orthopsis Sæmanni* (WRIGHT), P. DE L., Lusitanien.

Cinq Échinides crétacés :

5° *Botriopygus Torcapeli*, P. de LORIOL, Urgonien.
6° *Botriopygus lussanensis*, P. de LORIOL, Urgonien.
7° *Enallaster Delgadoi*, P. DE LORIOL, Aptien.
8° *Heterodiadema Ouremense*, P. de L., Cénomanien.
9° *Cassidulus lusitanicus*, P. DE LORIOL, Cénomanien.

Un Échinide tertiaire :

10° *Dictyopleurus Haimei*, DUNCAN et SLADEN.

Une Astéride jurassique.

11° *Aspidaster Delgadoi*, P. de LORIOL, Lusitanien.

Une Astéride des mers actuelles.

12° *Goniodiscus articulatus* (LINNÉ), LÜTKEN. Singapore.

Genre GYMNODIADEMA, P. DE LORIOL, 1884.

Test élevé, renflé.

Zones porifères rectilignes, fort étroites, composées de pores arrondis, disposés par simples paires régulièrement superposées.

Digitized by Google

Aires ambulacraires très étroites, munies de granules imperforés, extrêmement petits, à peine visibles à l'œil nu, formant des séries verticales. A la face inférieure ils sont remplacés par des tubercules fort petits, mamelonnés, perforés, et non crénelés.

Aires interambulacraires extrêmement larges, couvertes de granules tout à fait ténus, semblables à ceux des aires ambulacraires, imperforés, épars, très écartés, presque invisibles à l'œil nu. A la face inférieure, tout près du péristome, se trouvent quelques séries de tubercules fort petits, mamelonnés, légèrement scrobiculés, lisses et perforés, semblables à ceux des aires ambulacraires, mais plus développés.

Appareil apical peu étendu, à fleur du test. Plaque madréporiforme triangulaire, peu développée; les autres plaques génitales ne sont pas connues. Pores génitaux vers l'extrémité externe des plaques. Plaques ocellaires fort petites.

Péristome inconnu paraissant de faible diamètre.

Le test, qui paraît fort mince, est entièrement couvert, partout, d'un chagrin d'une finesse extrême, visible seulement avec une forte loupe.

On ne connaît encore qu'une seule espèce de l'étage Callovien.

Rapports et différences. Le curieux oursin qui constitue le type de ce nouveau genre ne saurait être confondu avec aucun autre. La disproportion extrême entre les aires ambulacraires et les aires interambulacraires le rapproche du genre *Orthocidaris*, mais il en diffère totalement par ses tubercules. La forme générale et la petitesse des tubercules font supposer, au premier abord, quelque analogie avec les *Amblypneustes*, mais ces derniers s'en distinguent par leurs pores disposés par triples paires, leurs tubercules imperforés, et leurs aires ambulacraires larges.

Digitized by Google

N° 1. Gymnodiadema Choffati, P. de Loriol, 1884.

Pl. XXXI, fig. 1.

DIMENSIONS

Diamètre approximatif	45 mm.
Hauteur	41 mm.

Test subglobuleux, renflé au milieu, presque aussi élevé que large; face supérieure uniformément bombée.

Appareil apical relativement peu étendu, à fleur du test; il est fruste dans l'exemplaire décrit, et je n'ai pu en donner le grossissement. Plaque madréporiforme peu développée, triangulaire, non renflée; le pore génital est ouvert près de l'extrémité externe. Les autres plaques génitales ne sont pas distinctes. Plaques ocellaires fort petites, subhexagonales, avec les côtés échancrés, intercalées entre les sommets des plaques génitales; elles paraissent avoir été toutes fort éloignées du périprocte.

Zones porifères très étroites, parfaitement rectilignes, formées de pores arrondis, et disposées par simples paires, régulièrement superposées, dans lesquelles ils sont séparés par un petit granule.

Aires ambulacraires fort étroites; elles n'ont que 3mm de largeur à l'ambitus, dans l'exemplaire décrit, soit environ le huitième de la largeur des aires interambulacraires. Les granules qui les couvrent sont extrêmement petits, à peine visibles à l'œil nu, imperforés, au nombre de deux sur chaque plaque. Il en résulte quatre séries verticales, à peu près régulières; vers la base elles sont remplacées par deux séries verticales de petits tubercules

Digitized by Google

mamelonnés, perforés, lisses, à base saillante, qui disparaissent avant d'avoir atteint l'ambitus.

Aires interambulacraires très larges, garnies de granules extrêmement petits, imperforés, semblables à ceux des aires ambulacraires, très écartés les uns des autres, et disséminés sans ordre. A la face inférieure, aux abords du péristome, on trouve six séries de trois petits tubercules, perforés, lisses, mamelonnés, semblables à ceux des aires ambulacraires, et très serrés; ces séries sont très divergentes, les deux médianes sont plus faibles et plus courtes, les latérales, qui suivent de près les zones porifères, sont plus allongées, mais elles sont confinées cependant à la face inférieure. On compte environ seize plaques ambulacraires vis-à-vis d'une plaque interambulacraire. Toute la surface du test, indépendamment des granules, est couverte d'un chagrin d'une grande finesse, invisible à l'œil nu.

Les contours du péristome ne sont pas visibles, on peut seulement constater qu'il était d'un faible diamètre.

L'espèce n'est encore représentée que par un seul exemplaire, dont la conservation laisse à désirer, et qui est assez déformé. Il permet cependant d'apprécier, d'une manière suffisante, la plupart des caractères qui peuvent la faire reconnaître et qui sont singulièrement tranchés.

Localité. Alhadas, près du cap Mondego (Portugal). Étage callovien inférieur.

Collection. Collection de la section des travaux géologiques du Portugal, à Lisbonne. Cet échantillon, ainsi que plusieurs autres, décrits plus loin, appartenant à la même collection, m'a été communiqué par M. P. Choffat, avec l'autorisation de M. Delgado, chef de la section.

Digitized by Google

N° 2. Codiopsis lusitanicus, P. de Loriol.

Pl. XXXII, fig. 2.

DIMENSIONS

Diamètre	35 mm.
Hauteur	26 mm.

Test relativement élevé, subpentagone.

Zones porifères tout à fait rectilignes et très étroites, un peu enfoncées, composées de pores disposés par simples paires régulièrement superposées, paraissant un peu multipliées vers le bord immédiat du péristome. Là ou le test n'est point altéré, on voit que ces pores sont extrêmement petits, relativement, unis par un sillon, et très écartés dans chaque paire; ces dernières sont séparées les unes des autres par un sillon assez accentué.

Appareil apical peu étendu, fruste dans les exemplaires présents. Plaques génitales un peu en fer de lance, paraissant égales entre elles, avec un grand pore génital près de leur extrémité. Plaques ocellaires petites, triangulaires, situées loin du périprocte, entre les extrémités des plaques génitales.

Aires ambulacraires étroites, garnies à la base de deux rangées de tubercules assez développés, fortement mamelonnés, imperforés et non crénelés, dont je ne puis fixer exactement le nombre. A l'ambitus ils sont remplacés par des tubercules, ou plutôt des granules subcylindriques, allongés, probablement caduques; deux autres séries de granules semblables, mais moins développés, accompagnés de quelques petits granules miliaires, occupent le milieu de l'aire.

Digitized by Google

Aires interambulacraires fort larges, comme aplaties au-dessous de l'ambitus et plutôt un peu renflées au milieu, en dessus. Elles sont couvertes de gros granules très allongés, subclaviformes, resserrés à la base, arrondis et un peu dilatés au sommet, imperforés, couverts de stries longitudinales et paraissant caducs; semblables à ceux des aires ambulacraires, ils sont un peu plus développés. Entre ces gros granules, qui sont écartés et disposés plus ou moins régulièrement en séries transversales, la surface est couverte de petites verrues très fines, invisibles à l'œil nu. A la face inférieure se trouvent deux séries de tubercules assez volumineux, imperforés, au nombre de sept dans chaque série; ils partent du bord du péristome et s'allongent le long des zones porifères, en divergeant beaucoup; deux autres séries de tubercules semblables, mais moins développés, et en plus petit nombre, existent encore au milieu de l'aire, et le long des zones porifères on voit quelques gros granules mamelonnés.

Péristome assez grand, décagonal, je ne puis apprécier exactement son contour, mais son diamètre paraît à peu près égal à celui du test.

Rapports et différences. L'espèce intéressante que je viens de décrire est représentée par quatre échantillons, dont aucun, malheureusement, n'est dans un état de conservation parfait, et, sur certains points, il pourrait rester quelque incertitude. Cependant les caractères que l'on peut apprécier avec sûreté sont très particuliers, et permettent de constater qu'il n'est aucune espèce décrite avec laquelle elle puisse être confondue. Quant à son classement dans le genre *Codiopsis*, je crois qu'il est exact, car elle en présente tous les caractères, la forme élevée et subpentagone, les tubercules imperforés et lisses, très peu nombreux, et confinés à la face inférieure, la surface au-dessus de l'ambitus occupée par de gros granules et non

Digitized by Google

par des tubercules. Il faudrait seulement pouvoir prouver que ces granules sont bien des « mamelons radioliformes, » comme les appelle M. Cotteau, caducs et particuliers aux *Codiopsis*; il en ont, au moins, toute l'apparence, la forme allongée, un peu rétrécie à la base, et la surface couverte de stries. Dans tous les cas, ils ne ressemblent pas à ceux des *Glypticus*, genre dans lequel il faudrait ranger l'espèce, si elle n'était pas un *Codiopsis*, ce que la découverte d'un exemplaire parfait permettra peut-être de préciser plus tard.

Le genre *Codiopsis* était regardé comme spécial à l'époque crétacée; M. Cotteau en a déjà décrit une espèce du Séquanien de la vigne Droguet, le *Codiopsis Pilleti*; il est tout à fait différent de l'espèce du Portugal.

LOCALITÉ. A 200^{m} sud de Saint-Iria, près Obidos (Portugal).

Lusitanien. Jurassique supérieur.

COLLECTION. Collection de la section des travaux géologiques du Portugal, à Lisbonne.

N° 3. POLYCYPHUS RIBEIROI, P. DE LORIOL, 1884.

Pl. XXXII, fig. 1.

DIMENSIONS

Diamètre ..... 21 mm.

Test circulaire; la forme générale et la hauteur ne peuvent être appréciées dans le seul exemplaire connu.

Zones porifères fort étroites, un peu enfoncées, tout à fait rectilignes; les pores, extrêmement ténus, sont disposés par triples paires très peu transverses. A la face inférieure les zones porifères se dilatent extrêmement et forment un large triangle tout couvert de paires de pores.

Digitized by Google

Aires ambulacraires assez larges; leur largeur égale environ trois fois celle des aires interambulacraires; elles portent, à l'ambitus, douze à quatorze rangées verticales de tubercules granuliformes extrêmement petits, imperforés et lisses, qui ne forment pas des rangées transverses, proprement dites, mais des séries obliques qui chevronnent fortement sur la ligne médiane. Ils sont presque égaux entre eux, et c'est à peine si les deux rangées externes, le long des zones porifères, sont un peu plus développées que les autres. Ces tubercules sont accompagnés de verrues presque imperceptibles. L'aire est un peu déprimée au milieu, et là les granules s'affaiblissent. A la face inférieure, l'aire est fort rétrécie par suite du développement des zones porifères, et elle est occupée par quatre séries divergentes de tubercules bien développés, mamelonnés, au nombre de cinq ou six dans les rangées externes, et de trois ou quatre dans les rangées internes.

Aires interambulacraires fort larges, marquées au milieu par une sorte de dépression verticale, ovalaire, large, mais peu profonde. Les tubercules qui les couvrent, semblables à ceux des aires ambulacraires, ont l'apparence de petits granules homogènes, extrêmement fins et nombreux; ils forment, de chaque côté de la dépression médiane, dont il a été parlé, 13 à 14 séries verticales très régulières, et ils s'alignent aussi en séries transverses également régulières. Sur la dépression médiane, les séries transverses se coudent et les granules s'affaiblissent; y compris ces derniers, chaque plaque porte au moins 20 tubercules; ils sont accompagnés par des séries de verrues d'une ténuité excessive. A la face inférieure les tubercules se développent, s'écartent, deviennent distinctement mamelonnés; ils continuent à former des séries transverses obliques, mais aussi des séries qui divergent du bord du péristome sans être parfaitement régulières.

Digitized by Google

Le péristome était d'un grand diamètre, mais je ne connais pas son pourtour précis.

Rapports et différences. L'espèce qui vient d'être décrite n'est encore connue que par un seul exemplaire incomplet qui ne laisse pas préjuger la forme générale, mais qui est, du reste, très nettement conservé. Ses caractères sont si tranchés qu'on ne saurait la confondre avec aucune autre ; elle se distingue, en particulier, par le très grand nombre et la grande ténuité de ses tubercules, qui forment des séries transverses d'une régularité extrême. Par là, et aussi par la remarquable dépression médiane des aires interambulacraires, elle se rapproche beaucoup des *Magnosia*, dont elle ne s'écarte que par la disposition par triples paires de ses pores ambulacraires. Cette espèce fournit un trait d'union remarquable entre les deux genres. Tout au plus pourrait-on la comparer avec le *Pol. textilis*, Ag. ou avec le *Pol. corallinus*, Cotteau ; elle s'en distingue, de suite, par la multiplicité et la finesse de ses tubercules.

Localité. Fortin du Guincho, au sud de la Sierra di Cintra (Portugal).

Lusitanien. Jurassique supérieur.

Collection. Collection de la section des travaux géologiques du Portugal, à Lisbonne.

N° 4. Orthopsis Sæmanni, Wright.

SYNONYMIE

Hemipedina Sæmanni, Wright, 1855, On a new genus of fossil Cidaridæe, Cotteswold natur. club, vol. II, p. 127.

Id. Wright, 1855, Cotteswold natur. club. Ann. and mag. of nat. hist. 2me série, t. XVI, p. 100.

Digitized by Google

Hemipedina Sæmanni, Cotteau, 1883, Paléontologie française, terr. jurassique, vol. X, II, p. 502, pl. 396, fig. 9-12; pl. 397, fig. 1-3.

Cette remarquable espèce n'était connue jusqu'ici que par un seul individu trouvé dans les couches coralliennes de Commercy (Meuse), et envoyé à M. WRIGHT par SÆMANN. Un exemplaire absolument identique a été recueilli à Cesareda (Portugal), dans l'étage lusitanien (jurassique supérieur). Il est un peu plus petit, son diamètre ne dépassant pas 18^{mm}, mais il présente exactement les mêmes caractères. Je l'avais tout d'abord pris pour un *Orthopsis*, il en a exactement la physionomie, et tous les caractères; j'ai pu m'assurer que les plaques porifères sont tout à fait droites et régulières, quant au chagrin qui garnit la surface, entre les granules, dans quelques espèces, je ne puis le constater, mais c'est là un caractère bien secondaire. Si le genre *Orthopsis* doit être conservé, il me semble impossible de ne pas y ranger cette espèce, qui serait la première qui ait été mentionnée dans le terrain jurassique. COTTEAU avait déjà pressenti que l'*Hemip. Sæmanni* devait probablement être classé dans les *Orthopsis*.

COLLECTION. Collection de la section des travaux géologiques du Portugal, à Lisbonne.

N° 5. BOTRIOPYGUS TORCAPELI, P. DE LORIOL, 1884.

Pl. XXXII, fig. 2.

DIMENSIONS

Longueur	36 mm.
Largeur, par rapport à la longueur	0,81
Hauteur id. id.	0,51

Digitized by Google

Test ovale, rétréci, et un peu tronqué obliquement en arrière, mais non rostré. Face supérieure élevée, uniformément bombée et très graduellement déclive, depuis le point culminant qui se trouve un peu en avant du sommet ambulacraire, jusqu'à l'extrémité postérieure; le bord antérieur est presque vertical. La face inférieure est pulvinée, du reste mal conservée dans l'exemplaire décrit.

Appareil apical relativement très rapproché du bord antérieur, situé à 0,32 de la longueur totale. Les pores génitaux sont fort petits et peu écartés les uns des autres; le corps madréporique, en forme de bouton, occupe le centre de l'appareil.

Ambulacres inégaux, relativement larges, très pétaloïdes; les deux postérieurs sont arqués en dehors et plus longs que les trois antérieurs. Zones porifères larges, par suite de la grande longueur des pores externes; les aires interporifères ont une largeur égale à deux fois celle des zones porifères. Le dessin n'est pas tout à fait exact; les pores externes ne sont pas conjugués avec les internes, mais simplement longuement virguliformes.

Le péristome n'est pas visible dans l'exemplaire-type.

Périprocte ovale allongé, ouvert sur la région tronquée de la face postérieure, plus rapproché de la face inférieure que de la face supérieure, échancrant légèrement le bord; le test est altéré, mais on peut dire, avec toute probabilité, que le périprocte était visible d'en bas, mais pas d'en haut.

Tubercules extrêmement petits, scrobicules presque invisibles à l'œil nu, noyés dans une granulation très dense et d'une extrême finesse.

Rapports et Différences. L'espèce la plus voisine est le *Botriopygus valdensis*, P. de Loriol. Le *Botr. Torcapeli* s'en distingue par sa face supérieure plus relevée en avant, le point culminant étant fort rapproché du bord antérieur,

Digitized by Google

par son bord antérieur vertical, son pourtour moins arrondi, sa face inférieure pulvinée, son appareil apical plus excentrique en avant, ses ambulacres notablement plus élargis, son périprocte ouvert plus bas. Le *Botr. cylindricus*, qui présente aussi certains rapports, est plus trapu, plus renflé; son appareil apical est bien moins excentrique en avant, de même que le point culminant de sa face supérieure, ses ambulacres sont moins inégaux, et, relativement, encore plus larges.

LOCALITÉ. Les Augustines (Gard). Étage barutélien (Urgonien).

COLLECTION. P. DE LORIOL, donné par M. TORCAPEL.

N° 6. BOTRIOPYGUS LUSSANENSIS, P. DE LORIOL, 1884.

Pl. XXXII, fig. 3.

DIMENSIONS

Longueur	27 mm.
Largeur, par rapport à la longueur	0,77
Épaisseur id. id.	0,52

Test très régulièrement ovale, à peine légèrement rostré à l'extrémité postérieure, très arrondi et renflé au pourtour. Face supérieure peu élevée, faiblement convexe, mais très uniformément. Face inférieure convexe également, un peu aplatie au milieu, point pulvinée.

Appareil apical presque central, coïncidant avec le point culminant.

Ambulacres sensiblement égaux, larges et longs, à peine resserrés à l'extrémité. Ce n'est que très près du bord que les pores allongés des zones externes se trouvent remplacés par de petits pores arrondis. Les zones porifères

Digitized by Google

sont relativement larges; l'espace interporifère n'est guère plus large qu'une zone porifère.

Péristome très petit, non enfoncé, oblique, pentagone, mais à côtés très inégaux. Le floscelle n'est guère indiqué que par un léger dédoublement des pores et des bourrelets rudimentaires que le dessinateur a oublié de rendre.

Périprocte allongé, ovale, tronquant légèrement la face postérieure en dedans, dans sa partie inférieure, et, par conséquent, entièrement visible d'en bas, mais point d'en haut.

Tubercules très petits, écartés à la face supérieure, un peu plus gros et plus serrés en dessous, noyés dans une granulation extrêmement fine et serrée.

Rapports et Différences. Cette espèce, très distincte, a un peu l'apparence d'un *Pygaulus;* mais la structure de ses ambulacres montre d'emblée qu'elle n'appartient pas à ce genre, tandis qu'elle présente tous les caractères des *Botriopygus*. Il n'est pas d'espèce avec laquelle elle puisse être confondue. Le *Botr. nucula* Desor, avec lequel elle présente une certaine ressemblance, est plus renflé en dessus, ses ambulacres sont beaucoup moins larges, son appareil apical est bien plus excentrique, son péristome plus grand, de plus il possède une area sous-anale. Elle se distingue très facilement du *Botr. obovatus* par sa forme régulièrement ovale, non dilatée en arrière, son périprocte, son péristome, sa face inférieure convexe, ses ambulacres relativement plus larges.

Localité. Lussan (Gard). Donzélien (Urgonien).

Collection. P. de Loriol. Donné par M. Torcapel.

Digitized by Google

N° 7. Enallaster Delgadoi, P. de Loriol, 1884.

Pl. XXXIV, fig. 1-4.

DIMENSIONS

Longueur	20 à 47 mm.
Largeur, par rapport à la longueur	0,88 à 0,93
Épaisseur id. id.	0,59 à 0,64

Test ovale, allongé, cordiforme, arrondi et assez profondément échancré en avant, tronqué en arrière. Face supérieure élevée, renflée, légèrement déclive en arrière, à partir du point culminant qui est, relativement, peu excentrique en arrière et un peu plus fortement en avant. L'aire interambulacraire impaire est légèrement carénée. Face inférieure légèrement et uniformément convexe, sauf un très faible renflement sur le plastron, un peu évidée autour du péristome. Pourtour très arrondi.

Appareil apical un peu excentrique en arrière, concordant avec le point culminant, situé très rarement aux 41/100mes de la longueur, et rarement aux 48/100mes, la moyenne est entre les deux. Pores génitaux bien ouverts, rapprochés verticalement, écartés horizontalement ; le corps madréporiforme occupe à peu près le centre de l'appareil.

Ambulacre antérieur impair dans un sillon profond, large, à parois assez abruptes, mais non carénées sur le bord. Le fond est couvert d'une granulation homogène, extrêmement fine. Les zones porifères sont larges ; elles commencent par une dizaine de paires de pores très petits, égaux et presque réguliers ; assez brusquement, de deux en deux paires, les pores externes s'allongent en travers et s'agrandissent extrêmement, tandis que les

Digitized by Google

pores internes deviennent seulement un peu oblongs, en restant petits, et forment une série rectiligne ; entre chacune de ces paires de pores inégaux se trouve une paire de pores très petits, presque égaux, séparés par un granule et très rapprochés; dans ces paires les pores internes, un peu anguleux, demeurent dans l'alignement des autres, tandis que les pores externes, un peu oblongs, transverses, forment une série spéciale; aux trois quarts environ de la longueur du sillon, tout cet arrangement cesse brusquement, et les zones porifères ne sont plus représentées que par quelques paires de pores extrêmement petits, très écartées. Dans des jeunes, de vingt millim. de longueur, la disposition des pores est la même, seulement, dans les paires intermédiaires, le pore interne n'est plus dans l'alignement, mais un peu en dedans, et le pore externe, plus allongé relativement, se trouve dans la même série que les grands pores allongés. Dans des individus très adultes, il arrive aussi que les pores internes des paires intermédiaires se trouvent assez en dehors de l'alignement, et l'on peut dire alors qu'il y a quatre séries de pores au lieu de trois.

Ambulacres antérieurs pairs tout à fait superficiels, larges, pas très longs relativement, un peu arqués en dehors à l'extrémité. Les zones porifères antérieures sont extrêmement étroites et composées de pores très fins, très rapprochés, presque ronds, à peine perceptibles à l'œil nu; les sept ou huit premières paires sont serrées, les autres fort écartées. Les zones porifères postérieures sont relativement larges, aussi larges que l'espace interporifère; leurs pores externes sont allongés en travers et les internes oblongs et fort courts. Ambulacres postérieurs pairs beaucoup plus courts que les antérieurs, mais larges, divergents, ovales, avec une forte tendance à se fermer à l'extrémité. Leurs deux zones porifères sont com-

Digitized by Google

posées de même l'une que l'autre, d'une série de pores internes, petits et oblongs, et d'une série de pores externes allongés; la zone antérieure est un peu moins large que la postérieure, qui est égale à l'espace interporifère.

Péristome transverse, ouvert au tiers antérieur de la longueur environ.

Périprocte très élargi, ovale transverse, un peu acuminé vers le bas, situé au sommet de la face postérieure.

Tubercules assez forts, surtout près du sillon antérieur, très écartés. Toute la surface est couverte d'une granulation homogène d'une grande finesse.

Rapports et Différences. L'*En. Delgadoi*, qui présente tous les caractères du genre *Enallaster*, auquel il appartient certainement, se distingue cependant par la grande inégalité des pores dans les paires à pores allongés de l'ambulacre impair, et par le fait que, dans les paires intermédiaires, le pore interne est sur le même alignement que les autres ou à peu de chose près ; cette disposition semble, au premier abord, assez différente de celle des pores de l'ambulacre impair de l'*Enall. Greenovii* type du genre, mais, au fond, elle est la même, c'est toujours une paire de pores dont l'un, tout au moins, est très allongé, alternant avec une paire de pores arrondis, et beaucoup plus petits. Indépendamment de la structure différente de l'ambulacre impair, l'*En. Delgadoi* se distingue de l'*En. texanus* dont il est fort voisin, par son appareil apical plus excentrique, et ses ambulacres antérieurs pairs plus arqués à l'extrémité.

L'*Heteraster Tissoti*, Coquand, dont j'ai pu étudier un très bon exemplaire, grâce à l'obligeance de M. Péron, est aussi extrêmement voisin; j'ai cru cependant devoir en séparer l'*En. Delgadoi*, parce que ce dernier a son appareil apical notablement moins excentrique en arrière (dans l'exemplaire de M. Péron de l'*H. Tissoti*, il est aux

Digitized by Google

33/100mes, COQUAND l'indique à un tiers, ce qui concorde); ses ambulacres pairs sont tout à fait superficiels, au lieu d'être très sensiblement excavés dans les zones postérieures; ces dernières sont égales au plus à l'espace interporifère, au lieu d'être plus larges; sa face supérieure est plus renflée, enfin son périprocte est ouvert plus haut; l'*Heteraster Tissoti* n'est pas un *Heteraster*, mais un *Enallaster* typique, dans lequel les petites paires de pores alternent régulièrement avec des paires dont le pore externe est très allongé, dans l'ambulacre impair.

Il ne sera peut-être pas hors de propos, à l'occasion de l'espèce que je viens de décrire, dont j'ai pu étudier minutieusement les ambulacres sur des exemplaires très bien conservés, d'ajouter quelques mots au sujet des genres *Heteraster* et *Enallaster*.

Ces deux genres ont été créés en même temps par D'ORBIGNY pour des oursins qui, d'après lui, diffèrent des *Toxaster* par la structure de leur ambulacre impair, composé de *trois* sortes de pores dans les *Heteraster*, de pores allongés et de pores simples très petits, disposés par paires alternes dans les *Enallaster*. DESOR ajoutait à la caractéristique de ce dernier genre que les zones antérieures des ambulacres pairs sont composées de pores très petits dans les *Heteraster*, de pores très petits *dans les ambulacres pairs antérieurs seulement*, dans les *Enallaster*.

J'ai acquis la conviction que, au fond, ces deux genres n'en font qu'un et, lorsqu'on peut examiner des exemplaires bien conservés, on trouve des passages reliant les deux espèces types, qui semblent avoir, au premier abord, une structure très différente de l'ambulacre impair, l'*Heteraster oblongus* et l'*Enallaster Greenovii*. Dans cette dernière espèce ou dans l'*Enallaster Fittoni*, dont j'ai un exemplaire sous les yeux, l'ambulacre impair se compose de paires de pores allongés en travers, à peu près égaux

Digitized by Google

dans chaque paire, et de petits pores arrondis formant des paires intermédiaires, alternant régulièrement, et ne rentrant point dans l'alignement des premiers. En examinant avec soin l'ambulacre impair de l'*Heter. oblongus*, on voit que *les pores de troisième sorte* qu'indique d'ORBIGNY, placés, de distance en distance, entre les pores allongés externes, correspondent tous à un pore rond placé dans l'alignement des pores internes des paires normales; ces paires correspondent aux petites paires intermédiaires de l'*En. Fittoni;* seulement leur pore interne se trouve dans l'alignement comme dans l'*En. Delgadoi;* l'*Heter. oblongus* peut donc être envisagé comme un *Enallaster* dans lequel les petites paires de pores ne sont plus alternes, mais au contraire clairsemées, les pores internes des deux zones porifères se trouvant tous dans le même alignement, et n'étant point ou peu allongés.

L'*Enal. Delgadoi,* en montrant que les pores internes des petites paires peuvent tantôt être sur l'alignement interne, tantôt un peu en dedans, vient établir un passage naturel, et l'on ne saurait envisager comme caractère générique le fait que les petites paires de pores sont séparées par une seule, ou bien par plusieurs paires dont le pore externe est allongé. Dans l'*Heter. Couloni,* les paires de pores intermédiaires sont déjà bien plus nombreuses que dans l'*Heter. oblongus,* et l'*Heteraster Lorioli,* STEINMANN, vient encore établir un passage, en montrant, dans l'ambulacre impair, des paires de pores intermédiaires, bien plus fréquentes d'abord que dans l'*Heter. oblongus,* et arrivant même vers l'extrémité de l'ambulacre à alterner régulièrement. QUENSTEDT a donné (Echiniden, pl. 87, fig. 24) une figure grossie de l'ambulacre impair de l'*Heter. oblongus,* dans laquelle on voit que les plaques qui portent les paires de pores intermédiaires sont plus courtes que les autres, et comme intercalées, j'ai pu en vérifier l'exactitude;

Digitized by Google

j'ai constaté, par contre, que dans l'*En. Karsteni*, les plaques qui portent les paires intermédiaires sont aussi longues que les autres ; malheureusement je n'ai pu étudier les plaques porifères dans aucune des autres espèces que je possède, non plus que dans l'*En. Delgadoi*.

L'*Enal. Karsteni*, P. DE L. montre que, dans un véritable *Enallaster*, les zones porifères antérieures peuvent être composées de pores très petits, non seulement dans les ambulacres antérieurs pairs, mais aussi dans les postérieurs.

Quant à la forme du péristome, elle est, au fond, la même dans les *Heteraster* et les *Enallaster*, tantôt un peu plus, tantôt un peu moins transverse.

Il n'est pas facile, on le voit, de séparer les deux genres lorsqu'on examine de près les espèces, et, pour ma part, je suis bien convaincu qu'ils n'en font qu'un. Il conviendra de lui laisser le nom d'*Enallaster*, l'arrangement des pores de l'*En. Greenovii* pouvant être envisagé comme typique, mais soumis à des variations dans la régularité de l'alternance des petites paires de pores intermédiaires.

Les espèces à rapporter au genre *Enallaster*, tel que je l'envisage maintenant, venues jusqu'ici à ma connaissance, seraient les suivantes :

Enallaster Greenovii (FORBES), D'ORBIGNY.
Enallaster Fittoni (FORBES), DESOR.
Enallaster texanus (RŒMER), D'ORBIGNY.
Enallaster Tschudii, DESOR.
Enallaster Karsteni, P. DE LORIOL.
Enallaster Delgadoi, P. DE LORIOL.
Heteraster subquadratus, GAUTHIER.
Heteraster Tissoti, COQUAND.
Heteraster Lorioli, STEINMANN.
Heteraster Couloni (AG.), D'ORBIGNY.
Heteraster oblongus (DE LUC), D'ORBIGNY.

Digitized by Google

Il ne serait pas impossible que deux espèces incomplètement connues :

Micraster chilensis, PHILIPPI, et

Spatangus Columbianus, LEA,

dussent être rapportées également au genre *Enallaster*.

Je signale encore une espèce figurée par QUENSTEDT (Echiniden, pl. 87, fig. 26) et rapprochée de l'*Heter. oblongus*, elle ressemble plutôt à l'*Heter. Couloni*, mais son ambulacre impair est différent, étant composé de paires de pores dont l'externe seul est très allongé, alternant régulièrement avec des paires de pores ronds; les pores internes sont tous sur le même alignement. Cet arrangement ressemble à celui de l'ambulacre impair de l'*Enal. Delgadoi* qui diffère par son sommet moins excentrique et ses ambulacres postérieurs tout différents. L'échantillon de QUENSTEDT provient du néocomien de la Provence. Lorsqu'on connaîtra mieux cette espèce, elle devra recevoir un nom.

Ces espèces appartiennent toutes aux étages inférieurs du terrain crétacé, à l'urgonien et à l'aptien. D'ORBIGNY rapporte l'*En. texanus* à l'étage sénonien, ce qui, je crois, n'est pas parfaitement prouvé.

LOCALITÉS. Da Bafoeira ao Forte do Sunqueiro. — Da San Juliao a Cape Agua. Portugal.

Étage aptien.

COLLECTION. Collection de la section des travaux géologiques de la carte du Portugal, à Lisbonne.

Digitized by Google

N° 8. Heterodiadema Ouremense, P. de Loriol, 1884.

Pl. XXXIII, fig. 1-6.

DIMENSIONS

Diamètre	28 à 53 mm.
Hauteur, par rapport au diamètre	0,56 à 0,89
Diamètre du péristome, par rapport au diam.	0,22 à 0,28

Test parfaitement circulaire, élevé, renflé au pourtour, souvent sub-conique en dessus, et également rétréci à la face supérieure et à la face inférieure, quelquefois presque rotulaire. La face inférieure n'est jamais enfoncée autour du péristome et très rarement un peu aplatie au centre ; dans la presque totalité des cas elle est uniformément convexe et souvent très fortement.

Appareil apical inconnu ; le vide qu'il laisse est pentagone ; quatre de ses angles sont très prononcés, le cinquième est remplacé par une longue échancrure, plus ou moins élargie, arrondie à l'extrémité. Cette échancrure s'étend dans l'aire interambulacraire postérieure, à ce que l'on pense, tout au moins, car l'absence de la plaque madréporiforme ne permet pas d'orienter l'oursin ; la longueur de cette échancrure égale ordinairement le diamètre de l'appareil apical, quelquefois elle le dépasse un peu, comme il arrive aussi qu'elle est un peu moins longue. Le diamètre est presque toujours égal à celui du péristome.

Zones porifères absolument rectilignes, fort étroites et nullement enfoncées. Les pores arrondis, disposés par simples paires régulièrement superposées, sont fort rapprochés dans chaque paire, et les paires sont fort peu éloignées l'une de l'autre. On compte trois paires de pores pour une plaque ambulacraire.

Digitized by Google

Aires ambulacraires assez larges; leur largeur est contenue un peu plus de 2 $^1/_2$ fois dans une aire interambulacraire. Chacune de leurs plaques est composée de trois plaques étroites, dont les sutures vont d'une extrémité à l'autre, la médiane est extrêmement rétrécie au milieu, et très fortement élargie aux extrémités, les deux autres sont, au contraire, renflées au milieu sur leur côté interne; chacune porte une paire de pores à son extrémité externe. A la face inférieure les aires portent deux séries de tubercules, contigus aux zones porifères, scrobiculés, perforés, crénelés, à mamelons fort petits, mais supportés par une base élevée; ils augmentent rapidement et régulièrement jusqu'à l'ambitus, où se trouvent les plus volumineux, et où ils cessent brusquement pour être remplacés par d'autres tubercules extrêmement petits, à peine scrobiculés et à peine saillants, qui n'ont plus que l'apparence de gros granules et se continuent jusqu'à l'appareil apical. Les granules miliaires sont très fins, écartés les uns des autres, mamelonnés, légèrement scrobiculés, et entourés de verrues microscopiques; le milieu de l'aire, depuis la moitié environ de la hauteur, sur un espace assez étroit, est enfoncé et absolument dégarni.

Aires interambulacraires larges, avec deux rangées de tubercules, placés un peu plus près de la suture médiane de l'aire que des zones porifères, du reste tout à fait semblables à ceux des aires ambulacraires, de même volume, interrompus à la même hauteur, et remplacés de la même manière. Les granules miliaires sont également identiques, et, de même, très peu apparents à l'œil nu; le milieu de l'aire, sur une bande étroite, déprimée vers le sommet, est totalement dégarni.

Péristome très petit, nullement enfoncé, son diamètre est de 0,22 à 0,24 dans la presque totalité des exemplaires; la proportion 0,28 ne s'est montrée que dans un

Digitized by Google

seul individu. Les entailles sont étroites et relativement très profondes, leur lèvre externe est repliée, en formant une petite gouttière, et chacune se continue un peu sur le test, sous la forme d'une étroite impression lisse.

Variations. J'ai déjà indiqué les variations dans la forme, observées sur des exemplaires nombreux et fort remarquables. Presque tous les individus sont de grande taille, très élevés et très renflés au pourtour; les exemplaires rotulaires sont relativement rares et en grande minorité. Dans tous les individus, la face supérieure paraît comme tout à fait dégarnie; les vrais tubercules cessent toujours brusquement, et le volume relatif des granules tuberculiformes qui les remplacent est sensiblement le même dans tous les individus; le nombre des tubercules dans les séries, seul, varie un peu, je le trouve de sept au minimum, et de neuf au maximum. Ainsi qu'il a été dit, la longueur de l'entaille de l'appareil apical varie un peu dans ses proportions. Tous les autres caractères sont parfaitement identiques.

Rapports et différences. Lorsqu'on compare une série d'exemplaires de l'*Heter. ouremense* avec une série d'individus de l'*Heter. lybicum*, on est frappé tout d'abord par une forme et des proportions entièrement différentes, et par la convexité de la face inférieure des premiers, au milieu de laquelle, s'ouvre, à fleur du test, un bien plus petit péristome, muni d'entailles singulièrement profondes. Ces caractères suffisent pour distinguer les deux espèces; elles sont plus rapprochées par les autres détails de la structure de leur test, mais, dans l'*Heter. ouremense*, les tubercules cessent toujours bien plus brusquement, et ne sont, à proprement parler, remplacés que par des granules, de plus, les granules miliaires sont plus petits et plus délicats en proportion des tubercules, et aussi plus écartés.

Digitized by Google

Localités. Environs d'Ourem. Barçoico près Sargento Mor. Figueira da Foz (Portugal).

Alcantara près Lisbonne.

Étage cénomanien.

Collection. Collection de la section des travaux géologiques de la carte du Portugal, à Lisbonne.

N° 9. Cassidulus lusitanicus, P. de Loriol, 1884.

Pl. XXXIV, fig. 6.

DIMENSIONS

Longueur	8 à 10 mm.
Largeur, par rapport à la longueur	0,90 à 1,00
Hauteur id. id.	0,50 à 0,57

Espèce de petite taille, généralement très élargie, souvent aussi large que longue, et assez épaisse, arrondie en avant, dilatée et un peu rostrée en arrière. Face supérieure plus ou moins élevée, toujours très convexe, mais uniformément, sans être relevée sur le faîte; un peu en arrière de l'apex, qui est légèrement excentrique en avant, elle s'abaisse et se tronque assez brusquement. Face inférieure excavée, un peu relevée en arrière dans l'aire interambulacraire impaire. Pourtour arrondi; un angle assez indiqué marque en général le commencement du rétrécissement de la région postérieure.

Appareil apical un peu excentrique en avant. Le corps madréporiforme. un peu en forme de bouton, occupe tout le centre, et il m'est impossible de distinguer les autres plaques génitales, non plus que les pores génitaux; les pores ocellaires sont par contre assez visibles,

Ambulacres relativement courts, à peu près égaux en-

Digitized by Google

tre eux, les deux antérieurs pairs seulement, un peu plus longs que les autres, comptent dans chaque zone porifère 14 à 18 paires de pores fort petits et non conjugés par un sillon. Tous les cinq sont fort étroits et très peu resserrés à leur extrémité; la zone interporifère est étroite, un peu plus large seulement que l'une des zones porifères.

Péristome un peu excentrique en avant, pentagone, entouré d'un floscelle très distinct; les cinq bourrelets arrondis et bien accentués sans être très saillants; les phyllodes longs, larges, et très distincts.

Périprocte ouvert à une assez faible distance de l'appareil apical, au sommet de la brusque déclivité de la face postérieure, à l'origine d'un sillon assez marqué qui n'entrave pas l'extrémité du rostre.

Tubercules nettement scrobiculés, extrêmement petits et assez écartés à la face supérieure, très serrés au pourtour, plus accentués à la face inférieure, mais de plus en plus écartés aux abords du péristome. Une bande lisse, c'est-à-dire sans tubercules, couverte de granules seulement, existe au milieu de la face inférieure, mais elle est peu étendue.

Rapports et différences. Cette jolie petite espèce ressemble un peu au *Cassidulis lapis cancri*, elle en diffère par son ensemble plus élargi, sa face supérieure plus uniformément convexe, non relevée sur le faîte, par ses ambulacres bien plus étroits et moins pétaloïdes, son périprocte plus rapproché du sommet et sur une déclivité plus abrupte, sa face inférieure plus évidée, les bourrelets de son péristome moins renflés.

Localité. Barçoico près Sargento Mor. (Portugal).

Cénomanien.

Collection de la section géologique du Portugal, à Lisbonne.

Digitized by Google

N° 10. Dictyopleurus Haimei, Duncan et Sladen.

Pl. XXXIV fig. 7.

SYNONYMIE

Dictyopleurus Haimei, Duncan et Sladen, 1882, The fossil Echinoidea of Western Sind, p. 39, pl. 9, fig. 4-5 (Paleontologia indica, série XIV).

DIMENSIONS

Diamètre	14 mm.
Hauteur	10 mm.

Test subhémisphérique, arrondi en dessus.

Zones porifères droites, composées de pores disposés par simples paires régulièrement superposées.

Aires ambulacraires étroites ; leur largeur est de $^{8}/_{10}$ de celle des aires interambulacraires. Une côte assez saillante court le long de chacune des zones porifères et porte une série de petits tubercules assez écartés, très finement perforés, mais dont je ne distingue pas les crénelures. Entre ces deux séries, toute la surface intermédiaire est couverte de petits granules et marquée d'impressions assez grandes, profondes, très distinctes, un peu irrégulières, qui forment deux séries verticales, en alternant de l'une à l'autre.

Aires interambulacraires larges, avec deux côtes verticales minces, mais assez accentuées, qui s'élèvent au milieu de chacune des deux séries des plaques coronales ; elles portent de petits tubercules écartés, perforés, très finement crénelés, dont les mamelons sont fort petits, mais supportés par des bases saillantes. De chaque côté de ces saillies costiformes se trouve une série d'impressions

Digitized by Google

ovales transverses, relativement fort grandes, profondes, au milieu desquelles se trouve la suture des plaques; on pourrait dire que ce sont de très larges impressions suturales, divisées au milieu par la côte verticale. Il y a donc quatre séries de ces impressions pour chaque aire interambulacraire; parfois, non seulement elles règnent tout le long des sutures des plaques, mais elles se prolongent même un peu au milieu des plaques de la série opposée. Les bandes qui séparent ces impressions, et qui se trouvent au milieu des plaques, sont un peu plus larges et couvertes de petits granules; chacune porte au milieu un tubercule sur la côte verticale qui les traverse, ainsi qu'il a été dit.

Je n'ai pu examiner ni l'appareil apical, ni le péristome.

Rapports et différences. Il m'est impossible de trouver aucun caractère qui permette de séparer l'individu décrit du type de l'espèce, qui provient du nummulitique de l'Inde; il ressemble encore plus étroitement à la variété de l'espèce figurée par un bois, par Duncan et Sladen, dans leur magnifique ouvrage sur les Échinides du Sind (page 40, loc. cit.); dans cette variété, en effet, les bandes granuleuses qui séparent les impressions suturales sont un peu plus larges, celles-ci étant, par contre, un peu moins étendues. Il en est exactement ainsi dans l'exemplaire décrit, qui est assez usé, mais qui permet d'apprécier suffisamment tous ses caractères; l'usure a, en particulier, assez modifié le contour des impressions. Il est fort intéressant de retrouver, dans les couches nummulitiques de l'Égypte, une espèce, déjà décrite, du genre si remarquable nommé *Dictyopleurus* par Duncan et Sladen, qui, jusqu'ici, n'avait été rencontré que dans les couches nummulitiques de l'Inde.

Localité. Mokattan, près du Caire.

Digitized by Google

Nummulitique.

COLLECTION. P. DE LORIOL. Un exemplaire donné par M. Gauthier.

Genre ASPIDASTER, P. DE LORIOL, 1884.

Cinq bras bien détachés du disque, épais et obtus à l'extrémité; ils sont composés, sur la face dorsale, d'une ou deux rangées de plaques plus ou moins rectangulaires, et d'une rangée de plaques marginales fort larges de chaque côté, et, sur la face ventrale, d'une série de grandes plaques marginales de chaque côté, auxquelles venait s'adjoindre une rangée de plaques adambulacraires bien plus petites. Le disque, composé de plaques assez grandes, irrégulières, inégales, qui paraissent imbriquées, ou tout au moins avoir été assez serrées pour qu'il n'y ait entre elles aucune place pour des aires porifères, tout au plus pour des pores isolés; quelques-unes de ces plaques sont plus saillantes et plus développées que les autres. Toutes les plaques étaient entièrement granuleuses, ainsi que le prouvent les petites cavités dont elles sont criblées.

Plaque madréporiforme relativement grande, finement et fortement sillonnée; elle a la forme d'un écusson régulier, et se trouve profondément enchâssée entre trois plaques spéciales. Face ventrale du disque inconnue.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES. Les *Aspidaster* sont encore incomplètement connus, mais il est possible, cependant, de préciser suffisamment leurs caractères pour reconnaître facilement qu'ils ne peuvent être rangés dans aucun

Digitized by Google

des genres d'Astérides actuellement établis, et qu'il est nécessaire de créer pour eux une coupe nouvelle. Ils se rapprochent à la fois des *Pentagonaster* et des *Pentaceros*, différant des premiers par leurs bras très convexes, les plaques serrées ou imbriquées, irrégulières, de la face dorsale, très peu nombreuses sur les bras, avec quelques-unes prédominantes sur le disque, et par la convexité du disque. Ils s'éloignent encore plus des *Pentaceros* par la structure de leur squelette à la face supérieure, en aucune façon réticulée.

La connaissance de la face ventrale pourra faire connaître d'autres caractères distinctifs. On peut signaler encore la forme très spéciale, en écusson régulier, de la plaque madréporiforme, solidement enchâssée entre trois plaques modifiées pour la recevoir.

Parmi les espèces fossiles parvenues à ma connaissance, une seule peut être rapprochée de celle qui constitue le type du genre *Aspidaster*, et doit, suivant toute apparence, lui appartenir : c'est l'*Oreaster bulbiferus* FORBES, de la craie supérieure d'Angleterre. Cette espèce fort remarquable, figurée d'abord par DIXON dans son ouvrage sur la géologie du Sussex, a été récemment l'objet d'un travail de HERBERT CARPENTER, accompagné de nouvelles figures d'individus bien conservés[1]. L'examen de ces figures et de celle de DIXON font ressortir les rapports très frappants qui existent entre l'espèce crétacée et l'*Aspidaster* décrit ci-dessous. A part les différences spécifiques très marquées, la structure du squelette est exactement la même, et je ne trouve aucun caractère qui permette de les séparer génériquement ; la plaque madréporique a une forme exactement identique, et sa position

[1] Notes on *Oreaster bulbiferus*, FORBES, The geological Magazine, New Series, Dec. II, vol. IX, N° 12, Dec. 1882, p. 529.

Digitized by Google

parmi les plaques du disque est tout à fait la même. Dans tous les cas, cette espèce ne saurait rester dans le genre *Pentaceros*, et il me semble certain qu'elle devra prendre le nom d'*Aspidaster bulbiferus*. Malheureusement je ne puis comparer la face inférieure dans les deux espèces.

N° 11. Aspidaster Delgadoi, P. de Loriol, 1884.

Pl. XXXIV, fig. 8.

DIMENSIONS

Diamètre total très approximatif	100 mm.
Diamètre maximum d'un bras	19 mm.
Longueur d'un bras	30 mm.
Diamètre approximatif du disque	25 mm.

Très approximativement R = 4 r.

Disque relativement peu étendu, très convexe, formé de plaques assez grandes, de dimensions inégales et de formes variées et irrégulières; elles sont très serrées, se touchent de partout, et des plaques bien plus petites viennent remplir les vides que leur forme irrégulière peut laisser entre elles. Autant que je puis en juger, cinq plaques, au centre du disque, mais très écartées, étaient plus grandes, plus bombées, plus saillantes que les autres.

Bras au nombre de cinq, épais, arrondis, très convexes sur leur face dorsale, aplatis sur leur face ventrale; leur largeur diminue à peine vers leur extrémité qui est arrondie; l'angle interbrachial est arrondi. Ils se composent, sur la face dorsale, d'une série de plaques transverses, assez grandes, presque rectangulaires, qui, vers l'extrémité, deviennent plus irrégulières; je n'ai pu voir celles qui se trouvent à l'extrémité même, une seconde série de

Digitized by Google

plaques semblables existe à l'origine du bras, mais disparaît promptement; quelques plaques, beaucoup plus petites, se trouvent dans les intervalles. Ces plaques médianes sont bordées, de chaque côté, par une série de plaques marginales beaucoup plus larges et très élevées, mais assez minces; leur largeur égale à peu près trois fois leur épaisseur; elles sont très régulièrement arquées en dehors, et ne paraissent pas avoir dépassé les plaques marginales ventrales qui, de concert avec elles, forment les côtés latéraux des bras. Ces plaques marginales ventrales sont aussi très larges et très convexes, moins larges, cependant, mais plus carrées; elles formaient, à elles seules, la face ventrale des bras, avec une rangée de plaques adambulacraires beaucoup plus petites qui, suivant toute probabilité, bordaient de chaque côté le sillon ambulacraire. On ne voit pas ces plaques adambulacraires bien en place, mais il en existe quelques-unes, isolées dans l'espace, fort étroit, qui existe entre les deux séries de plaques marginales, et leurs deux rangées ne pouvaient manquer; le sillon ambulacraire devait être singulièrement étroit. Malheureusement la face ventrale de l'échantillon n'est visible que sur un espace fort réduit, sur un bras, et on ignore ce qu'elle était sur le disque. Le nombre des plaques marginales dorsales devait être de douze à quinze de chaque côté du bras, je ne puis discerner celles qui se trouvaient à l'extrémité; le nombre des plaques marginales de la face ventrale devait être à peu près égal, peut-être un peu inférieur. Les plaques qui forment l'angle interbrachial, au nombre de deux ou trois, sont cunéiformes. Sur les bords latéraux des bras, dans les intervalles entre les plaques marginales, se trouvaient des petites plaques irrégulières, isolées, un peu plus nombreuses dans l'angle interbrachial.

Plaque madréporiforme relativement grande, de 5^{mm}

Digitized by Google

de longueur et de 5^{mm} de largeur, ayant exactement la forme d'un écusson, dont la pointe aiguë est tournée du côté de l'angle interbrachial; elle est à fleur de la surface et encastrée étroitement entre trois plaques, dont l'interne est plus grande et plus bombée, tandis que les deux autres sont étroites, arquées et séparées des plaques marginales par une série seulement de petites plaques. Les sillons de la surface sont excessivement fins et serrés, à peine visibles à l'œil nu. Toutes les plaques sont couvertes, partout, de petites ponctuations indiquant qu'elles étaient uniformément et très finement granuleuses.

Rapports et différences. Ainsi qu'il a été dit, la seule espèce, à moi connue, qui puisse encore être rapportée au genre *Aspidaster*, c'est l'*Oreaster bulbiferus*, Forbes, de l'étage sénonien. Dans cette espèce, la composition du squelette est sensiblement la même, mais les plaques de la série médiane des bras sont bien plus grandes, relativement, et fortement rétrécies, échancrées, même un peu lobées dans le voisinage du disque, celles de l'extrémité sont relativement très grandes, ce qui ne paraît pas avoir existé dans l'espèce jurassique, du moins dans ces proportions. L'arrangement qui est indiqué par Forbes comme étant « un appareil protecteur de l'œil, » n'est pas facile à comprendre, d'après les descriptions et les figures données par Forbes, d'abord, puis par Herbert Carpenter, et les figures des échantillons ne s'accordent pas très bien avec le diagramme donné; quoi qu'il en soit, je ne puis pas étudier exactement l'extrémité de l'un des bras dans l'espèce jurassique ; dans cette dernière, les cinq grosses plaques arrondies de la face dorsale sont bien moins accentuées; la plaque madréporique est identique de forme dans les deux espèces, et encastrée de la même manière.

Digitized by Google

LOCALITÉ. Vallée de Porcas, près Cintra (Portugal).

Étage lusitanien de CHOFFAT ; ce sont les strates situées entre le callovien supérieur et le ptérocérien ; elles renferment une faune assez uniforme, et on ne peut y établir des divisions.

COLLECTION. Collection de la section des travaux géologiques du Portugal, à Lisbonne.

N° 12. GONIODISCUS ARTICULATUS (LINNÉ) LÜTKEN.

Pl. XXXV, fig. 1.

SYNONYMIE

Asterias articulata,	LINNÉ, 1753, Musæum Tessinianum, p. 114, pl. 9, fig. 3.
Artocreatis altera species, etc.,	SEBA, 1758, Thesaurus, III, p. 11, pl. 6, fig. 7-8.
Astrogonium articulatum,	VALENC. 18... in Sched. Mus. Paris.
Goniaster articulatus,	LÜTKEN, 1864, Krit. Bemærkninger on forskjellige Söstjerner, II. Videnskab. Meddedelser...., 1864, p. 147.
Goniodiscus Sebæ, pars,	ED. PERRIER, 1875, Révision des Stellérides du Muséum, p. 230.

DIMENSIONS

Grand diamètre	160 mm.
Diamètre du disque	85 mm.
Hauteur du bord	19 mm.

Corps aplati, peu épais, cinq bras bien distincts, larges, courts, diminuant très graduellement, obtus à l'extrémité. $R = 2\ r$, $R = 85^{mm}$ $r = 44^{mm}$. L'arc interbrachial est très uniformément arrondi.

La face dorsale est composée de plaques relativement petites, transverses, à peu près hexagones, échancrées sur

Digitized by Google

quatre de leurs côtés et ne touchant les voisines que par des angles, laissant ainsi de la place pour des aires porifères. Ces plaques forment de nombreuses séries, dont cinq principales, un peu plus grandes, se continuent depuis le centre sur les bras, en se réduisant peu à peu à une seule. la médiane, qui arrive à l'extrémité. Les plaques interradiales forment des séries courtes, mais nombreuses. Toutes les plaques sont couvertes de petits granules très fugaces, très délicats, un peu cylindriques, obtus, un peu écartés, et elles portent en outre des petits globules vitreux, de couleur foncée, que l'on distingue très nettement sur les plaques dénudées. Du milieu de cette granulation sortent des tubercules coniques, relativement assez gros, obtus, au nombre de trois à cinq par plaque. Presque sur chaque plaque il y avait aussi un pédicellaire, mais il devait être d'une petitesse extrême, dans tous les cas très peu apparent, car je n'ai pu en distinguer un seul, mais sa présence est dénoncée par son alvéole que l'on voit fort bien sur les plaques dénudées.

Les aires porifères sont très apparentes et la surface paraît comme parquetée, chacune contient six à huit pores tentaculaires et aussi de petits osselets qui portent l'alvéole d'un pédicellaire. Les plaques marginales dorsales sont au nombre de 28 pour chacun des cinq arcs interbrachiaux; fort larges et très convexes, elles forment entièrement le bord avec les plaques marginales ventrales qui les dépassent un peu au milieu des arcs. Toutes sont notablement plus larges que hautes, les plus minces se trouvent au milieu de l'arc interbrachial, mais elles sont à peine cunéiformes.

La plaque impaire qui se trouve à l'extrémité de chaque bras est fort petite et un peu renflée. Dans l'individu décrit, deux des bras sont un peu anormaux et il y a, par conséquent, un peu de désordre et de chevauchement dans

Digitized by Google

l'arrangement des plaques dans trois des arcs interbrachiaux, malgré cela leur nombre reste toujours le même. Toutes sont entièrement couvertes de granules fugaces très serrés, semblables à ceux des autres plaques, mais plus grossiers et plus inégaux. Elles portent en outre 11 à 15 tubercules coniques, mais tronqués, très apparents, principalement groupés dans la partie des plaques qui appartient à la face supérieure et non à celle qui forme le bord où, par contre, on distingue sur les plaques dénudées, de trois à sept alvéoles très petits, qui dénotent la présence de pédicellaires; ils ne devaient guère différer des granules, car je ne puis les distinguer nettement avec une forte loupe. La plaque impaire, petite et un peu globuleuse, qui se trouve à l'extrémité de chaque bras, ne porte pas de tubercules, non plus que les deux plaques qui l'avoisinent; elles sont simplement granuleuses.

Les plaques de la face ventrale, bien différentes de celles de la face dorsale, sont irrégulièrement arrondies au pourtour, convexes, contiguës partout, mais cependant bien distinctes; elles forment de nombreuses séries dont aucune n'atteint l'extrémité des bras, où il ne reste plus que les plaques adambulacraires, à cause de la grande largeur des plaques marginales. Les granules qui les recouvrent entièrement sont plus grossiers que ceux des plaques de la face dorsale, arrondis, homogènes, assez écartés pour être bien distincts les uns des autres; ils ne sont accompagnés d'aucun tubercule. Chaque plaque porte un, deux ou trois alvéoles, où logent de petits pédicellaires que l'on peut plutôt nommer, me semble-t-il, pédicellaires valvulaires que pédicellaires en pince; ils sont fort courts, ressemblant à un granule comprimé, tronqué et fendu; on voit, très rarement, les deux branches entr'ouvertes. Chacune des plaques adambulacraires

Digitized by Google

porte plusieurs rangées de piquants; d'abord dans le sillon lui-même, une série en éventail de cinq à sept piquants plats, obtus, grêles, inégaux, dont les deux extrêmes sont fort petits; en arrière se trouvent encore trois et rarement quatre séries de piquants bien plus massifs, plus épais, très obtus, au nombre de deux ou trois par série, de même hauteur, et très distincts des granules des plaques ventrales. A l'angle adoral interne de chaque plaque adambulacraire, à l'extrémité de l'éventail des piquants ambulacraires internes, se trouve un pédicellaire en pince relativement de grande dimension, logé dans un profond alvéole. Les plaques marginales sont très grandes, très larges, au nombre de 33 pour chaque angle interbrachial, en général assez épaisses; celles du milieu de l'arc sont les plus minces, les cinq dernières, à l'extrémité des bras, sont fort petites. Toutes sont entièrement couvertes de granules fugaces, semblables à ceux des plaques ventrales, mais plus serrés et allongés sur les bords de la plaque; elles ne portent aucun tubercule, mais, sur le bord, quelques alvéoles pour des pédicellaires extrêmement petits.

Plaque madréporiforme assez grande, plane, ovale, acuminée du côté interne, couverte de sillons très fins, très serrés, à peine onduleux; elles est, relativement, très rapprochée du centre.

Rapports et différences. Cettes espèce présente fort nettement le caractère principal des *Goniodiscus*, tels que les comprend Éd. Perrier, dans « *Révision des Stellérides du Muséum*, » c'est-à-dire la présence d'aires porifères distinctes entre les plaques de la face dorsale.

Sa détermination m'a fort embarrassé, et j'ai été pendant assez longtemps persuadé que j'avais affaire à une espèce nouvelle. Cependant, en multipliant mes recherches, je suis arrivé à la conviction que l'exemplaire décrit doit

Digitized by Google

être rapporté à l'*Asterias articulata*, décrit et figuré par LINNÉ dans le Museum Tessinianum (loc. cit.), de même que, plus tard, par SEBA (loc. cit.). LÜTKEN dit positivement que ce même individu est l'original de deux figures, de celle du Museum Tessinianum, et de celle de SEBA, la première semble représenter un individu de plus faible dimension, qui, fait remarquable, a deux bras plus courts que les autres, comme l'échantillon que j'ai fait figurer moi-même; la figure de SÉBA, meilleure, est celle d'un individu plus grand (90^{mm} au lieu de 70^{mm} de diamètre) et plus régulier; mais il est fort possible que SÉBA ait un peu redressé la figure, et, d'ailleurs, l'affirmation de LÜTKEN est positive; c'est non seulement la même espèce, mais le même individu.

L'exemplaire original qui a servi pour ces deux figures existe encore, et il est conservé au musée de Copenhague. LÜTKEN (loc. cit.) a donné de cet individu une description détaillée, et, si on l'étudie avec soin, on verra qu'elle concorde entièrement avec mon échantillon, et avec les figures citées, comme aussi avec celles que je donne ici.

L'individu qui vient d'être décrit est de beaucoup plus grande taille que le type de LINNÉ; cette différence de taille peut être la cause des seules différences que j'ai à signaler, et qui sont, 1° la présence de 28 plaques marginales dorsales, pour chaque arc interbrachial, au lieu de 24 à 26; 2° la présence de tubercules plus nombreux sur les plaques marginales dorsales; 3° la plaque madréporiforme est un peu plus rapprochée du centre. Tous les autres caractères étant identiques, je ne pense pas que ces légères différences puissent prendre la valeur de caractères spécifiques, surtout lorsqu'elles se rapportent à deux individus à un degré différent de développement. C'est donc avec certitude que je détermine l'exemplaire décrit comme étant le *Goniodiscus articulatus* (LINNÉ, sp.).

Digitized by Google

La figure citée de SÉBA (Pl. VI, fig. 7 et 8) a été envisagée par MÜLLER et TROSCHEL, comme étant le type d'une espèce qu'ils ont nommée *Goniodiscus Sebæ*, mais la description qu'ils en donnent ne correspond pas à la figure, et il s'agit d'une autre espèce, ainsi que l'a fait remarquer LÜTKEN (loc. cit.) et, après lui, PERRIER (loc. cit.). Mais PERRIER, à l'occasion du *Gon. Sebæ*, décrit un échantillon du Muséum de Paris, qui, dit-il, correspond parfaitement à la figure de SÉBA, or, cette description correspond, elle-même, parfaitement à la description donnée par LÜTKEN, de l'exemplaire de LINNÉ, et aussi à mon exemplaire. Je pense donc que l'exemplaire décrit par PERRIER appartient aussi au *Goniodiscus articulatus*, et il aurait été bien étiqueté, sous le nom de *Astrogonium articulatum*, dans la collection du Muséum de Paris, par VALENCIENNES.

Ce que je ne comprends pas, c'est comment PERRIER a pu citer le *Goniaster articulatus* (LINNÉ), LÜTKEN (loc. cit.) parmi les synonymes de l'*Antherea pentagonula* (Revision des Stellérides du Muséum, page 275); la description de LÜTKEN ne peut, en aucune façon, se prêter à cette espèce, et les figures citées de SEBA et de LINNÉ ne sauraient lui convenir.

Cette espèce est intéressante, elle n'avait pas été figurée depuis SEBA, elle était très peu connue, et l'on ignorait son habitat. Il y avait donc de l'utilité à la faire figurer et à la signaler de nouveau.

LOCALITÉ. Recueilli à Singapore, par M. CAILLE, en religion frère Sagittaire. Il en a envoyé deux exemplaires, avec d'autres Échinodermes, à M. COTTEAU, qui a bien voulu me donner l'individu décrit.

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR

L'OVOGÉNÈSE ET LA SPERMATOGÉNÈSE

CHEZ LES

APPENDICULAIRES

PAR

ARTHUR BOLLES LEE

Avec la planche XXXVI.

Ce travail a été fait au Laboratoire zoologique international de Villefranche-sur-mer pendant l'hiver 1883-1884. Il avait été entrepris dans un but simplement monographique, celui de rendre compte des apparences bizarres et incompréhensibles que présentent les organes génitaux des Appendiculaires pendant leur évolution. Je ne tardai pas à m'aperçevoir que les faits que j'avais observés pourraient bien avoir plus d'importance que je ne me l'étais imaginé, pour la théorie générale de l'ovogénèse et de la spermatogénèse ; les importantes observations récemment publiées de FOL, ROULE, BALBIANI, SABATIER, vinrent fournir des points d'appui à mes résultats, et en faciliter l'interprétation. Je peux maintenant

Digitized by Google

les offrir à la fois comme contribution à la théorie générale des éléments sexuels et comme contribution à l'histoire des Appendiculaires.

Les méthodes dont je me suis servi ont été les méthodes usuelles de l'histologie; mais il convient d'en dire quelques mots. Les agents fixateurs dont je me suis servi ont été l'acide osmique, la solution de Merkel, l'acide picrosulfurique, le sublimé. Les deux premiers fixent parfaitement, mais ils gênent les colorations; les deux derniers n'ont pas cet inconvénient, mais ils fixent beaucoup moins bien les détails délicats. Le mélange au sublimé dit liqueur de Lang est beaucoup moins bon que la solution pure et saturée de sublimé dans l'eau distillée. Des réactifs colorants, c'est le carmin qui m'a rendu les meilleurs services. L'hœmatoxyline et la cochenille m'ont été peu utiles; je pense que les teintures qui demandent des lavages très soignés ne sont pas utiles pour les Tuniciers, dont le manteau imperméable rend ces lavages très difficiles. Le carmin-borax m'a été le plus utile des carmins; j'ai obtenu des résultats que je ne saurais trop louer avec un mélange de carmin-borax avec du picro-carmin; ce mélange produit de magnifiques colorations doubles. Le picro-carmin employé seul m'a donné des colorations d'une grande précision. Pour les coupes, j'ai employé la paraffine; j'ai essayé la celloïdine, mais elle ne m'a nullement donné des résultats meilleurs, tout en étant d'un emploi moins commode. Je me sers d'une paraffine pure fondant à 45° C. que j'emploie avec le chloroforme selon la méthode de GIESBRECHT. Toutes mes séries de coupes ont été faites à l'épaisseur d'un demi-centième de millimètre (selon la vis micrométrique du microtome *Thoma*) pour *Fritillaria;* pour *Oikopleura* il a été quelquefois nécessaire d'employer une épaisseur de un centième de millimètre.

Digitized by Google

J'ai étudié deux espèces; *Fritillaria furcata* et *Oikopleura cophocerca*. Les processus étant essentiellement identiques dans les deux formes, il suffira de les décrire pour la Fritillaria, celle des formes qui se prête le mieux à l'observation.

Commençons par esquisser à grands traits l'histoire de l'ovaire, et reprenons par la suite l'étude des détails. Cela fini, nous traiterons du testicule.

Dans le stade le plus jeune que j'aie pu observer avec certitude, l'ovaire n'a pas encore acquis son existence indépendante; les glandes génitales sont à l'état d'un ovotestis rudimentaire. Cet organe consiste (Pl. XXXVI, fig. 1) en un nid de cellules à noyaux arrondis, enfouies dans une masse globuleuse de protoplasme. Il se produit sur l'équateur de ce globe de protoplasme une constriction étroite (fig. 2) qui, s'approfondissant, divise la masse en deux parties, dont l'une, en général plus petite, sera l'ovaire et l'autre, le testicule.

Laissons de côté pour le moment le testicule, et suivons l'ovaire.

Les noyaux (que nous pourrons désormais appeler les « gros noyaux ») de ces cellules bourgeonnent et produisent un essaim de petits noyaux libres qui montent à la surface du stroma protoplasmique, s'y rangent en une couche (fig. 3), s'entourent chacun de protoplasme et d'une membrane, et forment ainsi un épithélium qui recouvre l'ovaire de toutes parts, et le sépare définitivement du testicule. L'organe croit; de nouvelles fournées de bourgeons viennent s'intercaler entre les cellules déjà formées de l'épithélium, lesquelles n'augmentent pas leur nombre par division. Ce processus continue; mais il arrive un moment (fig. 5) où les bourgeons arrivés à la surface ne se constituent plus en cellules épithéliales. Ils se placent (fig. 5) *sous* l'épithélium et acquièrent des corps

Digitized by Google

de protoplasme; leurs noyaux se distinguent de ceux de l'épithélium primitif, en ce qu'ils deviennent rapidement *clairs* au lieu de devenir de plus en plus homogènes (fig. 6); ils croissent (fig. 7), et bientôt (fig. 7 et 8) il devient de toute évidence que ces cellules ne sont autre chose que des ovules.

A mesure que les ovules augmentent de dimensions, l'épithélium primitif subit des transformations intéressantes. Remontons jusqu'au stade où les ovules ne sont pas plus gros que les cellules de l'épithélium (Pl. XXXVI, fig. 6); nous avons un épithélium à cellules aussi hautes que larges. A mesure que les ovules grossissent, ils repoussent en dehors, en les aplatissant en même temps, les cellules épithéliales (fig. 7) qui se trouvent au-dessus d'eux. Mais la couche d'ovules n'offre pas une surface unie à l'extérieur; les ovules ne se touchent pas tous; chaque ovule est libre sur les trois quarts au moins de sa surface. Il en résulte que l'épithélium est poussé en dehors seulement dans les régions qui se trouvent exactement au-dessus d'un ovule; tandis que dans les interstices, ses cellules ne sont pas soulevées, et gardent leur forme cubique (on en voit de telles dans fig. 9 et 10). Ces cellules qui sont restées en arrière, collées sur le stroma ovarien, forment autant de points de résistance qui servent à retenir les cellules aplaties, et à les appliquer exactement sur la surface de l'ovule qui les pousse. Par ce moyen, l'ovule se trouve revêtu, sur toute sa surface libre, d'une capsule composée de cellules épithéliales aplaties (au nombre de 3 à 5, Pl. XXXVI, fig. 8, 9, 10).

L'ovule continue à croître et, se développant plus rapidement dans le sens des résistances moindres, c'est-à-dire vers l'extérieur, acquiert la forme de poire (fig. 10) sous laquelle nous le trouvons à la presque maturité. La masse protoplasmique centrale persiste jusqu'à la fin, jouant

Digitized by Google

évidemment le rôle de *rachis* pour porter les œufs et les retenir en position; — les grosses cellules-mères perdent leurs membranes, leurs limites s'effacent, leurs noyaux s'épuisent par le travail continu du bourgeonnement (fig. 10) et peuvent à la fin se désintégrer et disparaître totalement. Si à ce moment il reste quelques bourgeons dans l'ovaire, il se métamorphosent directement en œufs sans monter à la surface (fig. 10). Les œufs prennent une forme sphérique, aussitôt que la contrainte du rachis central fait défaut, et ne forment plus qu'un amas sans distribution régulière, n'ayant plus d'autre lien que quelques lambeaux de l'épithélium primitif.

Nous pouvons maintenant passer à l'étude de certains points de l'exposé précédent qui demandent une explication détaillée. Commençons par préciser nos connaissances sur la structure de l'ovotestis rudimentaire qui a été notre point de départ. J'ai dit que c'est un nid de cellules; il faut expliquer que c'est là une assertion théorique. Ce qui se voit dans ce stade, sur des préparations bien fixées et bien colorées, c'est une boule de protoplasme contenant une cellule à limites difficiles à constater (mais qu'on arrive à déterminer au moins en certains endroits); puis, autour, un nombre de noyaux ronds plus petits que celui de la cellule. Ces derniers sont-ils des noyaux de cellules dont nous ne voyons pas les limites, ou bien sont-ils libres dans le protoplasme qui forme incontestablement le stroma de l'ovotestis? En ce cas nous aurions un sincytium contenant en son intérieur une cellule. L'observation directe est en faveur de cette dernière manière de voir; jamais dans des stades aussi jeunes que ceux des fig. 1 et 2 (et j'en ai étudié un nombre considérable) je n'ai pu découvrir trace de limites cellulaires autour de ces noyaux. Mais les noyaux sont très serrés, se superposent dans les coupes optiques, et rendent les images

Digitized by Google

confuses; il est donc toujours possible que les limites soient là, mais invisibles. Ce soupçon se trouve renforcé par le fait que dans les stades à peine plus avancés, aussitôt après la division de la glande en ovaire et en testis, on peut souvent très bien distinguer des territoires cellulaires dans les vues d'ensemble (Pl. XXXVI, fig. 3). Cela paraît concluant, mais ne l'est pas du tout; car dans d'autres exemplaires du même stade, on ne voit rien de la sorte. J'ai coupé des exemplaires de ce stade sans trouver de limites cellulaires. Il arrive même quelquefois que dans des stades beaucoup plus avancés on ne trouve pas de limites cellulaires; il arrive souvent que dans un seul et même ovaire on trouve des régions où le corps et la membrane cellulaires sont de toute évidence, et des régions où ils paraissent décidément faire défaut (voyez par exemple fig. 5). Quelquefois on trouve une coupe entière qui présente l'apparence d'un syncytium (par exemple fig. 9), tandis que dans d'autres coupes du même ovaire on trouve des cellules. Il serait donc parfaitement légitime de laisser la question indécise. Mais je crois qu'on peut faire mieux. Je crois pouvoir affirmer d'après mes préparations, que l'ovotestis (et cela est vrai également de l'ovaire et du testicule) est tantôt un syncytium et tantôt un nid de cellules; et de conclure que la possession ou le manque de limites cellulaires est chose beaucoup moins importante à une cellule que ne le pensait Hæckel lorsqu'il a établi les définitions de cellule et de syncytium.

Nous disons donc que l'ovotestis rudimentaire est un syncytium, ou un nid de cellules. Il faut ajouter que son protoplasme ne contient aucun autre noyau que les noyaux ronds que nous connaissons; et que le tout est enveloppé dans une tunique propre qui consiste en une mince membrane sur laquelle on trouve un seul noyau

Digitized by Google

aplati (visible en fig. 2; en fig. 1 il était caché derrière la masse ovarienne).

J'ai décrit suffisamment le processus par lequel l'ovotestis se divise en ovaire et en testicule; étudions maintenant le processus de bourgeonnement. Les cellules-mères ont une structure assez caractéristique; ce sont des cellules *vésiculeuses*. J'entends par là que leur protoplasme cellulaire se compose d'un réseau très lâche de filaments et d'une quantité très grande de substance intermédiaire. C'est pour cela qu'à l'examen de l'ovaire vivant on croit avoir affaire à des noyaux libres dans des vacuoles. Même dans les coupes (fig. 5) il est souvent impossible de distinguer le protoplasme cellulaire à cause de l'exiguïté extrême de ses filaments. Le réseau est plus serré autour du noyau et immédiatement au-dessous de la membrane; entre ces deux points, il affecte une disposition radiaire assez prononcée. Le noyau est sphérique ou ovale. A de faibles grossissements, il paraît homogène et lisse; des grossissements moyens permettent déjà de reconnaître un réseau très serré de filaments chromatiques. La substance intermédiaire m'est toujours restée invisible; elle ne se colore jamais par aucun des réactifs que j'ai employés. Je n'ai jamais trouvé de nucléoles; cela tient probablement à ce que je ne les ai pas cherchés par des méthodes spéciales. Avec Flemming, j'entends par nucléoles des corps « de composition différente de celle du réseau et de la substance intermédiaire du noyau, toujours arrondis, à surface lisse et nettement délimitée; » et je n'entends pas par ce mot des nœuds, des varicosités, ou des épaississements du réseau chromatique que beaucoup d'auteurs appellent des « nucléoles. » De pareils épaississements du réseau des noyaux des cellules-mères se présentent avec tant de fréquence qu'ils forment un caractère distinctif de ces cellules. Fig. 3, 4 et 5 (Pl. XXXVI) qui

Digitized by Google

représentent autant de ces objets qu'on en peut voir à une seule mise au point, peuvent donner une idée de leur fréquence moyenne. Souvent, ils sont si abondants que le noyau en paraît tout piqueté (fig. 3 et 4). L'étude de leur structure intime est extrêmement difficile, parce qu'ils ne diffèrent pas en réfringence du réseau nucléaire et qu'ils ne prennent pas le carmin d'une manière différente. Ils n'affectent pas de forme spéciale et paraissent en somme n'être pas autre chose que de petites masses de filaments chromatiques, un peu plus forts de calibre que les filaments ordinaires du réseau. Ils ressemblent beaucoup aux bourgeons dont nous allons parler plus bas.

Il reste à ajouter que les noyaux des cellules-mères sont toujours revêtus d'une membrane nucléenne très évidente; elle est bien plus forte que la membrane cellulaire. (J'engage les auteurs qui encore aujourd'hui persistent à nier l'existence de membranes nucléennes, à examiner cet objet. La membrane est parfaitement évidente dans les coupes, même avec de faibles grossissements).

Les processus du bourgeonnement sont extrêmement difficiles à observer. On se convainc facilement qu'il y a bourgeonnement, mais il faut chercher à travers de longues séries de coupes, avant d'en trouver un exemple qui soit irréprochable comme objet démonstratif. Ce n'est pas que les bourgeons ne se produisent pas en nombre suffisant; cela n'est nullement le cas. D'après la fig. 9, on pourra se faire une idée du nombre de petits noyaux libres qui peuvent se rencontrer en une seule coupe mince (Je n'ai dessiné dans cette figure que ce qui se voit dans une seule mise au point; le tout, même le contour de chaque bourgeon a été dessiné à la chambre claire). La difficulté consiste à trouver un bourgeon incontestablement en flagrant délit de sortir d'un noyau, toute possibilité d'illusion par voie de déception optique étant exclue.

Digitized by Google

Dans les figures 12, 13 et 14 (XXXVI), j'ai représenté des cas qui me paraissent tout à fait probants. Dans la fig. 12, il est de toute évidence que la substance du bourgeon fait corps avec celle du noyau de la cellule-mère; dans fig. 13, on voit que les deux sont reliées par un petit pont aminci de la même substance. Mais il faudrait peut-être couper une douzaine d'ovaires de *Fritillaria* avant de trouver deux cas aussi probants. Chez *Oikopleura* il en est autrement, et l'on peut trouver des cas semblables, même meilleurs, par centaines dans un seul ovaire. Dans la figure 14, j'ai représenté 4 cellules-mères dans l'acte du bourgeonnement, toutes les quatre prises dans la même coupe (dans laquelle il se trouve encore une dizaine de cellules à peu près aussi démonstratives). Je crois pouvoir assurer d'après l'étude que j'ai faite de ces cellules que le bourgeon sort de la cellule-mère à l'état de noyau nu, c'est-à-dire qu'il n'emporte avec lui aucune parcelle de protoplasme de la cellule-mère.

Je n'ai pas pu m'assurer si, oui ou non, il emporte une partie de la membrane du noyau duquel il est issu; cela est difficile à constater parce que, dans les environs du point de la surface du noyau où le bourgeonnement a lieu, la membrane se trouve tellement tendue qu'elle est presque ou entièrement invisible (fig. 12 et 13).

Cependant dans l'*Oikopleura*, j'ai cru pouvoir suivre nettement les contours de la membrane, à travers le col du bourgeon (fig. 14); ce qui me porte à croire que le jeune bourgeon est absolument nu. Toutefois, aussitôt qu'il a fait quelque chemin dans le parenchyme de l'ovaire, on lui trouve toujours une membrane.

Il me semble que les bourgeons contiennent toujours, en sus de leurs filaments chromatiques, un peu de substance intermédiaire qui prend le carmin (picro-carmin), quoique faiblement, et n'est donc pas parfaitement achromatique.

Digitized by Google

Nous avons maintenant à suivre les transformations des bourgeons devenus libres; nous avons deux histoires à étudier, celle du bourgeon qui formera une cellule épithéliale et celle du bourgeon qui formera un œuf. Commençons par le premier.

Le petit noyau libre et nu voyage à travers le protoplasme ovarien, sans subir de changement notable. Arrivé à la surface, il s'aplatit un peu (Pl. XXXVI, fig. 4), son réticulum devient moins nettement visible, tandis que la substance intermédiaire commence à prendre plus fortement le carmin (fig. 3). Au bout de peu de temps, la distinction entre ces deux éléments constitutifs s'efface encore plus, la substance intermédiaire prend le carmin fortement et ce n'est plus qu'avec les plus forts grossissements (immersion à l'huile) qu'on arrive à distinguer le réseau nucléaire. C'est le type du noyau statique (fig. 6). Après l'accomplissement de ces changements, on trouve autour du noyau un corps cellulaire. Je ne sais pas de quelle façon il se forme, mais je crois devoir admettre que ce n'est pas par la simple attraction d'une portion du protoplasme ovarien autour du noyau. Je pense que c'est une formation nouvelle, me fondant sur l'observation, facile à faire, que le réseau de ce nouveau protoplasme est formé de filaments beaucoup plus fins que ceux du parenchyme de l'ovaire. J'ai tâché de rendre cette différence dans fig. 6.

Les processus ultérieurs par lesquels certaines de ces cellules sont changées en calottes, pour revêtir les ovules pendant leur développement, ont été déjà suffisamment décrits ; nous pouvons passer à la considération des bourgeons qui forment les ovules.

Ceux-ci commencent, aussitôt après leur expulsion de la cellule-mère, à subir des changements dont il est assez facile de saisir la nature en étudiant des coupes, mais dif-

Digitized by Google

ficiles à décrire. La fig. 15 (Pl. XXXVI) aidera à les faire comprendre. Le petit noyau libre acquiert une membrane; il consiste alors, tout comme ceux des bourgeons formateurs de l'épithélium, en un réticulum chromatique entouré d'une membrane; la seule différence étant que sa substance intermédiaire n'est pas chromatique, et que son réticulum est en général plus serré; c'est souvent un peloton indéchiffrable (fig. 15). Ce peloton se soulève en une région quelconque du noyau, ses fibres se débrouillent, s'écartent, le noyau se gonfle en cet endroit; on dirait un petit ballon qui commence à être gonflé par l'insufflation (fig. 15). Ce débrouillement et écartement des filaments chromatiques se transmet au reste du peloton jusqu'à ce que le tout soit débrouillé (fig. 15). Le noyau est alors dans la condition d'une cellule-fille, immédiatement après la division accomplie d'une cellule par voie de division indirecte; sa substance chromatique (qui me paraît bien ne consister qu'en un filament unique) est en forme de guirlande (« lockere Knäuelform » des Allemands), et sa substance intermédiaire ne se colore pas.

Il n'a pas de nucléoles. Ainsi constitué, ce petit noyau monte à la surface de l'ovaire où il s'entoure d'un corps cellulaire. Celui-ci, comme c'était le cas pour les cellules épithéliales, paraît être une formation nouvelle, étant d'une structure beaucoup plus fine que le protoplasme du parenchyme. La chromatine du noyau persiste en sa forme de guirlande, jusqu'à ce que l'œuf ait atteint la moitié de sa croissance; à partir de ce moment la guirlande disparaît graduellement. Plus tard le noyau prend un aspect homogène, et contient un, deux, ou trois nucléoles sphériques, et très réfringents (Pl. XXXVI, fig. 10). Il se colore faiblement par le carmin. Il ne faut point confondre ce stade (représenté dans fig. 10) avec celui de la parfaite maturité de l'œuf. Dans le stade le plus avancé

Digitized by Google

que j'aie étudié et que je regarde comme final, l'œuf a la structure représentée dans fig. 11. Son noyau est très gros. Avec des grossissements ordinaires, il semble être d'une structure absolument homogène, mais à l'aide d'une forte immersion à l'huile et de l'éclaireur d'Abbé on y découvre un réticulum très serré, très régulier, d'une finesse exquise. (Dans le dessin, cette finesse n'est pas rendue, il est impossible de rendre avec le crayon une structure aussi petite.) Les nucléoles ont augmenté de dimension et de nombre; il y en a environ sept. Le vitellus a pris la structure radiaire qui de nos jours a été décrite chez les œufs de divers animaux; il possède aussi une différentiation très marquée en trois zones. Immédiatement autour de la vésicule germinative et immédiatement au-dessous de la membrane vitelline, le réticulum protoplasmique est plus dense que dans la zone intermédiaire; ces deux zones sont reliées par des fibrilles radiaires. Les fibrilles de la zone qui entoure la vésicule germinative paraissent plus fines que les fibrilles radiaires; on dirait que celles-ci sont formées par la réunion de plusieurs des premières. Il y a une membrane vitelline, très mince d'abord, mais à la fin passablement forte.

Nous arrivons à l'histoire du testicule.

Au moment de sa séparation de l'ovaire, par la scission que nous avons décrite au commencement, le testicule a une constitution identique à celle de l'ovaire : cellules-mères à gros noyaux, parenchyme protoplasmique, tout est identique, de sorte que nous n'avons pas besoin de revenir sur la structure de ces éléments. Le tout est revêtu d'une membrane mince et toujours muni d'un grand noyau plat qui se trouve quelquefois placé au pôle du testicule opposé à l'ovaire, ou s'intercale entre les deux glandes (fig. 3, 4, 16). C'est peut-être le noyau plat original de la tunique de l'ovotestis.

Digitized by Google

Dans les stades peu avancés (Pl. XXXVI, fig. 3, 16), on constate, aussi facilement que dans l'ovaire, la présence de nombreux petits noyaux parsemés dans le parenchyme protoplasmique. Cela me fit croire d'abord à un bourgeonnement des gros noyaux, identique au processus que j'ai décrit pour l'ovaire. J'avais remarqué beaucoup de ces petits noyaux, collés sur la membrane d'une cellule-mère, et je croyais avoir constaté leur présence dans les corps des cellules-mères; mais aucune de ces observations ne m'avait paru absolument probante. Ma croyance au bourgeonnement, dans le cas du testicule, était donc en réalité fondée sur la difficulté théorique que je trouvais à supposer une autre origine des petits noyaux, et sur des observations relatives à la structure des noyaux des cellules-mères. Je croyais que dans ces noyaux je pouvais distinguer assez nettement les bourgeons préformés (fig. 19). Je me suis senti fortifié dans cette opinion en apprenant (par le rapport de M. le Prof. Fol, ce Recueil I, p. 126) qu'elle était identique à celle que s'était faite Roule concernant les bourgeons de l'ovule de *Ciona intestinalis*. D'après cet observateur, « les petits corps de substance chromatique qui sortent de la vésicule germinative, ne seraient pas de simples amas de cette substance, formés au *moment même*, mais ils seraient préformés depuis un certain temps à l'état de nucléoles adventifs. » Figure 19, je donne un dessin d'un noyau choisi comme représentant normal et typique, dans lequel je puis assurer que je n'ai nullement exagéré la netteté avec laquelle ces éléments se laissent distinguer. J'avoue que par suite de ces observations, je me suis laissé aller pendant longtemps à la conviction que les gros noyaux bourgeonnaient tout comme ceux de l'ovaire; ce ne fut que lorsque je me mis à chercher des cas assez démonstratifs pour fournir des dessins pour ce travail, que je m'aperçus que dans

Digitized by Google

toutes mes séries de coupes il était impossible de trouver un seul cas probant d'un noyau bourgeonnant. A la fin je me suis rendu à cette évidence, pour négative qu'elle soit, et j'adopte maintenant l'opinion que les petits noyaux sont formés dans les régions périphériques du protoplasme des cellules-mères, ou même dans le protoplasme qui forme le parenchyme du testicule (j'ai dit plus haut que le testicule peut se présenter sous forme de syncytium ; en ce cas il est évidemment impossible d'attribuer la formation d'un petit noyau à une cellule donnée).

Il m'en a coûté de me résoudre à cette admission, car j'étais très convaincu que la proposition *omnis nucleus e nucleo* ne pouvait souffrir d'exception. J'ai eu heureusement bientôt après le plaisir d'apprendre que des observations semblables avaient déjà été faites par SABATIER. Le savant professeur de Montpellier a été même conduit à la conclusion générale que « l'élément mâle est spécialement un élément d'origine protoplasmique, et non nucléaire ; » il a même décrit chez les Némertiens la formation de spermatozoïdes dans des masses protoplasmiques sans nucléus (*Revue des Sciences naturelles*. Déc. 1882. Je cite d'après l'intéressant travail récent du même auteur « Contribution à l'étude des Globules polaires » *Revue des Sciences naturelles*. Sept. 1883 et mars 1884). Arrivés dans le parenchyme du testicule, les petits noyaux ne tardent pas à monter à sa surface (fig. 17). En examinant avec de très forts grossissements (immersion à l'huile) un stade comme celui de fig. 17, on constate, dans de bonnes préparations (solution de Merkel, hœmatoxyline), que ceux qui sont à la surface possèdent des corps et une membrane cellulaire (fig. 21), tandis que ceux qui sont placés à l'intérieur en sont dépourvus (fig. 20). Les cellules superficielles se touchent bientôt

Digitized by Google

toutes et forment un revêtement cellulaire sur la surface du testicule, revêtement qui n'est que rarement interrompu par les parois de celles des cellules-mères qui peuvent avoir pris place à la surface de l'organe et qui le débordent. Mais une couche de cellules indépendantes qui revêt la surface libre d'un organe, c'est la définition d'un épithélium; et quoique dans ce cas cette couche n'acquière jamais les caractères d'une membrane *protectrice*, comme c'était le cas pour l'ovaire, nous devons dire que les petits noyaux formés dans le testicule se constituent en un épithélium germinatif à sa surface. Cela nous met à même de comprendre le stade suivant qui serait tout à fait incompréhensible sans la connaissance de cet épithélium, tant sont bizarres et inextricables les images fournies par les coupes. La fig. 18 (Pl. XXXVI) est une copie fidèle d'une coupe de ce stade, à cela près qu'elle représente la coupe optique d'une coupe. On voit dans la figure des noyaux alignés par paires; dans la coupe, en manipulant la vis micrométrique, on constate que ces traînées de noyaux ne sont point en réalité l'expression d'un simple alignement par paires, mais bien les coupes de structures lamelliformes à deux feuillets.

Mais donnons de suite, comme disaient les scolastiques, la définition de la chose par sa cause. Il s'était formé dans l'épithélium germinatif de nombreux replis étroits (si étroits que leurs deux lèvres se touchaient), courts, sinueux, irrégulièrement disposés (fig. 18). Ces replis s'étaient enfoncés dans le parenchyme du testicule en suivant des directions approximativement normales au point de la surface où ils avaient pris naissance; ils avaient vu naître quelquefois sur eux des replis secondaires, et quelquefois ils s'étaient soudés avec des replis voisins. Et cela avait continué jusqu'à ce que tout le testi-

Digitized by Google

cule fût miné à travers toute sa substance par ces feuillets doubles d'épithélium germinatif, jusqu'à ce que, à force d'augmenter sa superficie épithéliale, le testicule se fût entièrement converti en un épithélium plissé, dont toutes les cellules sont des spermatoblastes.

Il va sans dire, que pendant tout ce temps, il arrivait de continuelles fournées de nouvelles cellules produites de la même façon que les premières venues, pour subvenir à la croissance de l'épithélium (je ne crois pas que cette croissance s'effectue par division cellulaire, n'ayant jamais pu trouver des cellules en division; il est toutefois possible, vu la petitesse de l'objet, que les figures de division aient échappé à mes recherches). En tout cas les processus de multiplication ne donnent jamais lieu à la formation d'agglomérations de la nature d'un polyblaste, et l'on n'y trouve rien qui rappelle, même de loin, un élément blastophoral. Une fois arrivé à ce stade, le testicule touche à sa maturité; son parenchyme a été absorbé, ses cellules-mères, qui ont peut-être servi de pabulum aux spermatoblastes croissants, se sont détruites; on n'en trouve que (quelquefois) ci et là un morceau ratatiné, homogène, seul reste de leurs gros noyaux primitifs.

Il ne reste plus qu'à décrire la métamorphose du spermatoblaste en spermatozoïde. Je n'ai malheureusement pas grand'chose à dire sur ce sujet, la petitesse de l'objet m'ayant empêché de suivre tous les détails de la transformation. Voici ce que j'en peux dire: Au moment de sa constitution en cellule, le spermatoblaste possède la structure que j'ai figurée en fig. 21 ; c'est une petite cellule à protoplasme délicat, à membrane fine, dont le noyau a un réticulum peu serré, un peu en guirlande, et une substance intermédiaire achromatique, ou peu s'en faut. La marche que suit cette cellule pour se métamorphoser en spermatozoïde est un travail de condensation et rap-

Digitized by Google

pelle le retour à l'état statique d'une cellule-fille qui a été produite par division karyokinétique. Le réticulum du noyau devient de plus en plus difficile à distinguer, la substance intermédiaire devient de plus en plus chromatique, jusqu'à ce que finalement on ne puisse plus distinguer les deux éléments (fig. 22). Le noyau se condense encore un peu, puis s'étire en ovale pour former la tête du spermatozoïde; la queue me paraît être formée par le protoplasme qui s'étire. La petitesse de l'objet m'a empêché de suivre ces détails plus loin; les moyens optiques dont nous disposons aujourd'hui seraient probablement insuffisants à une pareille étude.

Nous pouvons maintenant chercher à faire la théorie des processus qui ont été décrits. Un point important se dégage à première vue; c'est que, contrairement aux idées reçues de ce qui arrive en général, l'œuf et le spermatozoïde appartiennent à des générations équivalentes. Le stade de polyblaste, si répandu ailleurs, fait défaut ici; l'élément mâle ne paraît nullement résulter de processus de division ou de fractionnement plus souvent répétés, que dans le cas de l'élément femelle. Les ressemblances vont plus loin. L'un et l'autre proviennent de cellules-mères absolument homologues; l'un et l'autre sont produits par des processus endogènes; l'un et l'autre proviennent de la même région de la glande, c'est-à-dire de l'intérieur, et l'un et l'autre se portent pour achever leur développement à la surface. (Est-ce là une réminiscence d'un moment de la phylogénèse où ils avaient une origine vraiment épithéliale?) Mais l'homologie n'est pas complète pour cela. Les deux éléments ont une provenance diverse en tant que l'œuf dérive d'un noyau, tandis que le spermatozoïde est de formation extra-nucléaire. Je me fais un plaisir de mentionner que, sans la connaissance de l'intéressant travail de SABATIER, j'allais passer à

Digitized by Google

côté de cette indication, qui me paraît être des plus fertiles.

Quels sont maintenant les rapports qu'il convient d'établir entre l'ovogénèse des Appendiculaires et celle des autres Tuniciers? On sait que chez un certain nombre d'autres Tuniciers, d'après les recherches de Fol, de Roule, et de Sabatier, l'œuf s'entoure d'un follicule produit par voie de bourgeonnement : pourquoi ce bourgeonnement n'a-t-il pas lieu chez les Appendiculaires? On remarquera d'abord que, dès le commencement, l'œuf se trouve entouré de l'épithélium ovarien; il n'y aurait pas d'utilité à ce qu'il se constitue un follicule comme organe protecteur. Mais il pourrait y avoir encore une raison très bonne pour qu'il continuât néanmoins à s'entourer d'une couche d'éléments cellulaires éliminés. Les auteurs les plus compétents en cette matière sont d'accord pour admettre que ces éléments éliminés, que ce soit sous forme de cellules folliculaires, de « cellules du testa, » ou de globules polaires, représentent des portions de substance cellulaire dont il est obligatoire à l'œuf de se débarrasser, pour des raisons que je n'ai pas à discuter ici. Que ces éléments s'arrangent par la suite en follicule protecteur ou nutritif ou se détruisent pour servir de pabulum, tout cela dépendrait des manières dont la sélection naturelle a pu employer le plus utilement, selon les circonstances, ces corpuscules de rebut. Le fait essentiel est que tous ces éléments sont des corps de rebut. Or je pense que chez les Appendiculaires l'élimination de ces éléments de rebut a été effectuée pendant l'évolution de l'ovaire. Tous les processus de bourgeonnement que nous avons étudiés, peuvent très bien avoir la signification de processus d'élimination : l'épithélium est un produit d'élimination, l'œuf lui-même a été éliminé de la cellule-mère. On comprend en effet, que le bourgeonnement est un processus qui peut

Digitized by Google

facilement revêtir le caractère d'un vrai processus d'élimination ; il peut facilement faire d'une cellule à substance hétérogène, deux cellules de nature très diverse. (Il n'en est pas ainsi avec la division indirecte, qui semble avoir pour but de sauvegarder autant que possible l'hérédité cellulaire; d'une cellule à substance hétérogène elle fait, par d'admirables processus de fusion, de mélange, de répartition minutieusement égale, elle fait, dis-je, deux cellules de composition aussi identique que possible à celle de la cellule-mère.) Il me semble donc que les deux faits capitaux de l'ovogénèse des Appendiculaires, production par bourgeonnement et absence d'un follicule, sont étroitement liés, et qu'il convient de dire que l'œuf des Appendiculaires ne forme pas de cellules folliculaires, ni autres éléments rejetés, parce que ces éléments ont déjà été éliminés par le mode spécial de sa production. Et s'il est demandé pourquoi l'ovule n'est pas produit par la voie ordinaire de karyokinèse, on peut répondre que c'est parce qu'il est plus avantageux à l'espèce qu'il soit produit par un processus ayant le caractère d'une élimination, et ayant par conséquent pour effet d'épargner à l'œuf la nécessité de tout travail ultérieur de ce genre. La durée de l'évolution de l'œuf se trouverait abrégée par ce moyen, ce qui peut avoir beaucoup d'importance pour de petits êtres aussi fragiles et autant exposés à mille dangers que le sont des Appendiculaires.

Digitized by Google

Digitized by Google

ZUR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE

DER

QUERGESTREIFTEN MUSKELN

VON

Dr P. GRÜTZNER, IN BERN

Mit Tafel XXXVII

Wohl kaum irgend ein Gewebe des thierischen Körpers dürfte so vielfach und in so verschiedener Richtung, auf Grund seiner physikalischen und chemischen Eigenschaften einerseits, sowie seiner anatomischen und physiologischen Eigenschaften andererseits untersucht worden sein, wie dasjenige der quergestreiften Muskeln. Man sollte daher meinen, dass kaum noch irgend etwas Wesentliches weder über die Leistungen, noch namentlich über den Bau dieses Gewebes unbekannt wäre, insoweit natürlich diese Kenntniss mit den uns zugänglichen Hilfsmitteln gewonnen werden kann. Dennoch glaube ich, dass die kurze folgende Mittheilung einige bisher unbekannte Thatsachen enthält, die für das Verständniss der Muskelfaser eine gewisse Bedeutung beanspruchen dürfen.

Digitized by Google

Die Schilderungen, welche gemeiniglich über den Bau des quergestreiften Muskels in den verschiedenen Lehrbüchern der Anatomie oder Histologie gemacht werden, gehen im Wesentlichen darauf hinaus, dass ein Muskel aus einer Menge *gleichartiger* oder wenigstens nicht wesentlich verschiedenartiger Fasern besteht, welche von bestimmter Länge, Grösse und Gestalt sind, von bindegewebigen Hüllen umschlossen und durch Bindegewebe zusammengehalten werden. Die Muskeln selbst haben nach KRAUSE[1] « eine eigenthümliche, rothe, blasse oder dunklere Farbe. »

Derselbe Forscher hat nun auch, soviel ich weiss, zuerst auf einen Unterschied in den Muskeln aufmerksam gemacht, der sich namentlich beim Kaninchen auf das deutlichste zu erkennen giebt. Die bei weitem grösste Zahl der Muskeln dieser Thiere sind weisslich, beziehungsweise schwach röthlich, andere dagegen dunkelroth. Dieser in die Augen fallende Unterschied, der ebenso oder vielleicht noch deutlicher hervortritt, wenn man die Muskeln in kochendem Wasser oder in starkem Alkohol erhärtet, beruht erstens wohl wesentlich in der stärkeren Durchtränkung jener rothen Muskeln mit Hämoglobin, andererseits aber auch auf ihrem feineren Bau, in welchem sie von den weissen in manchen Punkten abweichen. Ich glaube, dass selbst, wenn man das Hämoglobin aus den rothen und weissen Muskeln vollständig auslaugen könnte, die ersteren in Folge ihres grösseren Kernreichthums und ihrer mehr ausgebildeten Fibrillenbildung doch immer anders und zwar grau-röthlich im Vergleich zu den weissen aussehen würden; denn Reichthum und Grösse der Zellkerne im Vergleich zum Protoplasma verleiht der Regel nach den betreffenden Geweben

[1] W. Krause, Anatomie, 1876, S. 80.

Digitized by Google

eine röthliche Farbe, wie man dies am besten an Drüsen z. B. der Bauchspeicheldrüse des Hundes sehen kann, in welcher die röthlichen, fermentarmen Abschnitte aus Zellen mit verhältnissmässig grossen Kernen und wenig Protoplasma bestehen, während die eingesprengten weissen trüben die entgegengesetzte Zusammensetzung aufweisen.

Die beiden Muskelarten sind aber bekanntlich nicht bloss in ihrem Bau, sondern wie die interessanten Untersuchungen von RANVIER[1] und im Wesentlichen damit übereinstimmende von H. KRONECKER und STIRLING[2] ergeben haben, auch in ihren physiologischen Eigenschaften von einander verschieden. Das Wesentlichste dieser Untersuchungen ist, dass die Muskeln mittelbar von ihren Nerven aus oder unmittelbar gereizt, einen ganz verschiedenen zeitlichen Verlauf ihrer Zuckungen aufweisen. Die weissen ziehen sich schnell, die rothen dagegen langsam zusammen und kehren in gleicher Art wieder in ihren Ruhezustand zurück. Zudem ermüden erstere schnell, letztere dagegen langsam.

RANVIER hat diesen Schluss aus folgender Beobachtung gezogen. Der Triceps humeri des Kaninchens ist ein Muskel, der nicht rein roth und nicht rein weiss, sondern aus beiderlei Fasern gemischt ist. Gewisse grössere Antheile desselben gehören der einen, andere der andern Muskelart an, mit einem Wort, es ist ein gemischter Muskel. Reizt man ihn nun mit aufeinanderfolgenden elektrischen Inductionsströmen, so sieht man in der ersten Zeit die Zuckungen schnell und rasch erfolgen; sie verschmelzen auch nicht leicht zu einem gleichmässigen Tetanus.

[1] RANVIER, *Archives de physiologie* par BROWN-SEQUARD, 1874, p. 1, und Leçons d'Anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880, p. 186.

[2] *Archiv für Physiologie* von DU BOIS-REYMOND, 1878, S. 1.

Digitized by Google

Wird der Muskel dagegen durch fortgesetztes Elektrisiren ermüdet, so werden die Zuckungen langsamer und nehmen mehr und mehr den Charakter derjenigen der rothen Fasern an, die zuletzt nur noch allein thätig sind. Nun ist es längst bekannt, dass ähnlich dem Triceps humeri des Kaninchens sich auch andere Muskeln benehmen, wenn sie durch lange Reizungen ermüdet werden. Haben ja doch die Beobachtungen und Untersuchungen von HELMHOLTZ, WUNDT, VOLKMANN, MAREY und Andern die leicht zu beobachtende Thatsache sicher gestellt, dass der Wadenmuskel des Frosches in Folge der Ermüdung sich immer weniger und immer langsamer zusammenzieht, und dass namentlich die Wiederverlängerung des Muskels von seinem kürzesten Zustande immer längere Zeit in Anspruch nimmt. Sollte der Wadenmuskel des Frosches vielleicht auch ein gemischter Muskel sein ?

Es war mir schon vor langer Zeit aufgefallen, dass wenn man getrocknete Froschmuskeln in feine Querscheiben zerlegt und diese in höchst einfacher Weise in Wasser oder besser in ein wenig mit Essigsäure versetztem Wasser bei schwachen Vergrösserungen untersucht, dann mit ausserordentlicher Schärfe helle und dunkle Felder, scheinbar regellos durcheinander gemischt, beobachtet werden. Die Felder, welche bei geringer Säurewirkung eckig bleiben, während sie bei schnellem oder starkem Säurezusatz sich alle mehr oder weniger der Kreisform nähern, und wie kaum erwähnt zu werden braucht, die Querschnitte der Muskelprimitivbündel darstellen, haben verschiedene Grösse. Die trüberen, ein wenig gelb bis braungelb durscheinenden sind durchschnittlich kleiner, als die helleren, weisslichen oder ganz schwach gelben. Vergrössert man stärker, so zeigt sich als die Ursache jener trüben dunkleren Felder eine Menge kleiner Pünktchen oder Sternchen, die dicht gedrängt nebeneinander

Digitized by Google

stehen und in den gelben Feldern in viel grösserer Anzahl vorhanden sind, als in den weissen, in denen sie nur bei schwächeren Vergrösserungen ganz zu fehlen scheinen.

Stellt man in gleicher Weise wie vorher die Querschnitte, jetzt Längsschnitte her, so kann man auch an ihnen beiderlei Fasern von einander unterscheiden. Der Unterschied ist zwar nicht so in die Augen springend, wie im ersten Falle; wohl aber sieht man, wenn das Messer eine Menge Muskelbündel schräg, in kleinem Winkel mit der Längeaxe des Muskels getroffen hat, sich vielfach die dunkleren schmaleren Bündel zwischen die hellen dickeren einschieben. Der Helligkeitsunterschied ist aber aus leicht begreiflichen Gründen lange nicht so bedeutend; denn die trüberen sind wie gesagt dünner und schmächtiger und eine dünne Schicht einer intensiv gefärbten Flüssigkeit kann unter Umständen sogar heller aussehen, als eine dicke Schicht derselben, aber verdünnten Flüssigkeit.

Die Pünktchen, welche wir auf den Querschnitt beschrieben, sind natürlich jetzt verschwunden. Wohl aber sieht man statt ihrer mehr oder weniger dicht nebeneinander liegende feine, in der Längerichtung der Faser verlaufende Striche oder Strichelchen (Fibrillen), die jenen Muskelfasern dann das Aussehen verleihen, als seien sie wie mit feinen Bleistiftstrichen schattirt. In den andern Muskelbündeln, den hellen, treten dagegen mehr die Querstreifen hervor, die natürlich auch in den ersten nicht fehlen. Zudem zeigen sich in den trüberen häufig lange Reihen kleiner Körnchen, welche entschieden nicht Fett sind[1].

[1] Auf weitere histologische Einzelheiten und Streitfragen gehe ich hier zunächst absichtlich nicht ein. Auch die neueren von S. Mayer (*Biolog. Centralblatt*, Bd. IV, S. 129) aufgefundenen Thatsachen berühren meine Untersuchungen nicht.

Digitized by Google

Was bedeuten nun jene zweierlei verschiedenen Muskelbündel, die man, so weit uns wenigstens bekannt, am Frosch noch nicht beschrieben hat? Nun es unterliegt keinem Zweifel, dass wir hier ebenfalls die beiden Fasergattungen vor uns haben, die wenn sie unvermischt in grösserer Masse vorkommen, wie bei dem Kaninchen, die oben erwähnten rothen und weissen Muskeln bilden. Der Wadenmuskel des Frosches ist in der That ein gemischter Muskel, freilich in einem andern Sinne, als dies RANVIER oben von dem Triceps humeri des Kaninchens angegeben, der sich ja aus *grösseren* rothen und *grösseren* weissen Abschnitten zusammensetzte. Die Mischung ist im vorliegenden Falle eine viel innigere, denn die einzelnen Muskelfasern selbst sind untereinander gemischt, nicht bloss grosse Bündel und Anhäufungen der einen Art mit ähnlichen der andern Art.

Wir haben nun den Beweis zu erbringen, dass in der That jene beiden Muskelarten des Frosches den genannten des Kaninchens entsprechen. Zunächst ist es jedem Physiologen bekannt, dass wenn auch die Muskeln dieses beliebten Versuchsthieres nicht roth sind, sie doch häufig, namentlich bei frischen, kräftigen Exemplaren, eine matt rosarothe Färbung aufweisen, die, wie schon längst von DU BOIS-REYMOND hervorgehoben wurde, auf kräftige ausdauernde Muskeln schliessen lässt. Bei genauerem Zusehen wird man dann auch finden, dass diese matte rosa Farbe nicht allen Abschnitten eines Muskels in gleichem Maasse zukommt, sondern dass gewisse Theile röthlicher sind als andere und diese verschiedenen Färbungen entweder sprungweise oder ganz allmählig in einander übergehen. Die schon mit blossem Auge röthlicher aussehenden Abschnitte enthalten dann auch, wie die mikroskopische Untersuchung ausweist, wesentlich die längs gestrichelten trüberen Muskelbündel.

Digitized by Google

Man könnte nur vielleicht noch den Einwand machen, dass wir in unseren Querschnitten eine gewisse Anzahl von Fasern etwa durch ihre Mitte, eine andere dagegen nahe ihren Enden getroffen hätten. Da nun die Muskelfasern spindelförmig sind und in der Nähe ihrer Enden häufig anders aussehen, als in ihrer Mitte, so liesse sich in dieser Weise jener auffällige Unterschied erklären. Dieser Einwand ist aber leicht zu widerlegen. Ich habe ziemlich viele Sartorien des Frosches in aufeinanderfolgende Querschnitte zerlegt und ausnahmlos gefunden, dass in diesem Muskel, dessen einzelne Fasern bekanntlich so lang sind, als er selber, der also keine Inscriptio tendinea hat, die dünnen Muskelfasern sich durch den ganzen Muskel erstrecken und wesentlich auf der freien Seite des Muskels gelegen sind. Aehnliche Beobachtungen kann man an andern kleinen Muskeln machen. Auf Grund des *anatomischen Verhaltens* müssen wir also jene röthlichen, dünnen Fasern des Frosches als die Analoga der rothen des Kaninchens ansehen, wie sie z. B. den Musculus semitendinosus zusammensetzen, denn, wie kaum noch gesagt zu werden braucht, zeigen auch die rothen Muskelfasern des Kaninchens einen den genannten durchaus ähnlichen Bau. Nur ist ihr Hämoglobingehalt bedeutender.

Aber auch wegen ihrer sonstigen Eigenschaften, insonderheit wegen ihrer *chemischen*, scheint es uns geboten jene Analogie aufrecht zu erhalten. Ranvier hebt hervor, dass die Osmiumsäure die rothen Fasern des Semitendinosus mehr dunkelbraun färbt, während sie den weisslichen des Adductor eine blassere gelblichbraune Färbung verleiht. Dieser leicht zu beobachtende Unterschied zeigt sich auch bei den entsprechenden Muskeln des Frosches. Am Sartorius z. B. treten diese Unterschiede deutlich hervor, namentlich dann, wenn man den Muskel getrocknet

Digitized by Google

hat und feine, durch die trockene Muskelsubstanz gemachte Schnitte einige Minuten in einprozentiger Osmiumsäure färbt.

Auch die Pikrinsäure, welche bekanntlich die rothen Blutkörperchen, das heisst also ihr Hämoglobin, gelbroth färbt, ertheilt jenen Muskelfasern eine entsprechende Färbung. Um diese Wirkung zu beobachten, muss man selbstverständlich ausserordentlich schwache Pikrinlösungen verwenden.

Zu diesem Zwecke empfehle ich, die an ein Hölzchen nach RANVIERS'cher Vorschrift befestigten Muskeln in absolutem Alkohol zu erhärten, dem man einige Crystalle der genannten Säure hinzugefügt hat. Die Flüssigkeit sei hellgelb.

Schliesslich sei erwähnt, dass auch Jod die Blutkörperchen stark bräunt; eine ganz ähnliche Farbenerscheinung ruft sie auch an den rothen Frosch- und Kaninchenmuskeln hervor, die sich braunroth färben, während die weissen einen mehr gelblichen Farbenton annehmen. Dieses Mittel ist indess, wie wir gleich hier vorweg bemerken wollen, nicht eindeutig, da die rothen Muskeln des Frosches höchst wahrscheinlich auch reicher an Glycogen sind, welches eine ähnliche Reaction erzeugen kann [1].

Das Beste wäre natürlich, wenn man das Hämoglobin als solches in den Muskeln spektroskopisch nachweisen könnte. Das ist aber bei der geringen Menge des Stoffes in den einzelnen Fasern und bei dem zerstreuten Vorkommen dieser Fasern unter den andern weissen kaum möglich. Wir müssen also auf dieses zuerst von KÜHNE [2] angewendete Verfahren verzichten. Auch das Hämoglobin

[1] Die rothen Muskeln des Kaninchens enthalten über noch einmal so viel sich mit Jod braunfärbende Substanz, als die weissen.

[2] *Archiv für pathol. Anatomie.* Bd. 33, S. 79, 1865.

Digitized by Google

aus den blutleeren Muskeln des Frosches zu extrahiren, wie man es bei andern Thieren machen kann, gelingt kaum. Denn wenn man im günstigen Falle aus den Muskeln des Thieres, welches man vorher mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespritzt hat, Spuren von Hämoglobin erhält, so kann man immer den nicht von der Hand zu weisenden Einwand erheben, es seien noch Blutkörperchen in den Gefässen zurückgeblieben. Wir können also auf Grund der chemischen Eigenschaften der besprochenen Fasern immer nur mit grosser Wahrscheinlichkeit die Annahme machen, dass sie hämoglobinhaltig seien.

Schliesslich die *physiologischen* Eigenschaften. Indem ich diesen Punkt einer ausführlichen späteren Behandlung vorbehalte, sei hier nur so viel erwähnt, dass man sich durch den Versuch davon überzeugen kann, dass in fast jedem Froschmuskel zweierlei *physiologisch* verschiedene Fasern vorhanden sind. Die Thatsachen sind kurz folgende. Reizt man den Hüftnerven des Frosches mit schwachen Strömen, so ziehen sich keineswegs alle von ihm versorgten Muskeln gleich schwach zusammen, sondern es wird nur eine gewisse Anzahl von Fasern erregt, andere bleiben völlig unerregt. Es sind vornehmlich, wie bereits Ritter vor längerer Zeit angab, die Beuger, welche zunächst von den Reizen getroffen werden. Der Schenkel wird daher in Folge schwacher Ströme spitzwinkelig gebeugt und an den Körper herangezogen; starke Ströme oder Reize überhaupt strecken ihn dagegen gewaltsam und mit grosser Kraft.

Nimmt man nun einzelne Muskeln vor, so kann man auch, vorausgesetzt, dass die eine Fasergruppe nicht allzusehr über die andere überwiegt, sehen, dass ein einmaliger Reiz jene aufeinanderfolgenden Zusammenziehungen auflöst; die von dem Muskel gezeichnete Curve ist zweigipfelig. Diese beiden Gipfel sind denn auch schon

Digitized by Google

von früheren Forschern (FUNKE [1]), neuerdings von YEO und CASH [2] gesehen und gezeichnet worden. Man hat ihnen aber als etwas Wunderliches und Unverständliches bisher fast gar keine Aufmerksamkeit geschenkt. Nach der obigen von mir dargelegten Auffassung versteht sich die Sache von selbst und wir haben nur die Frage zu beantworten, warum sieht man nicht an jeder von einem Wadenmuskel gezeichneten Curve jene beiden Gipfel? Warum sieht man sie erst, wenn der Muskel ermüdet, abgekühlt oder irgend wie geschädigt ist? Die Antwort ist meiner Meinung nach folgende. Denken wir uns zwei elastische Spiralfedern aus Draht, von denen die eine viel stärker sei als die andere. Beide seien an ihren Anfangspunkten in einem Brett befestigt und auch mit ihren Enden aneinander irgendwie fixirt. Die stärkere Feder habe ausserdem die Eigenschaft, sich, wenn sie ausgedehnt war, schneller zusammenzuziehen, als die schwächere. Dehnen wir nun jetzt beide Federn gleichmässig aus, etwa durch ein angehängtes Gewicht, so wird, wie man leicht einsieht, bei dem plötzlichen Entfernen des Gewichtes das Federpaar in die Höhe schnellen und zwar annähernd mit der Geschwindigkeit, welche ihm durch die erstere stärkere Feder ertheilt wird; die zweite wird sozusagen als Ballast mitgerissen. Schwächen wir nun aber die erste Feder immer mehr ab, so dass sie sich weder so stark, noch so hoch, wie vordem, zusammenzieht, so wird die zweite Feder noch in ihrer Zusammenziehung fortfahren, während die erste bereits auf dem Maximum ihrer Verkürzung angelangt ist, eine zweite Ansteigung wird der ersten folgen. Ersetzen wir jetzt einfach die stärkere Feder durch die weissen Muskelfasern, welche in der Regel in der Mehrzahl vor-

[1] *Archiv für die ges. Physiologie.* Bd. 8, S. 213, 1873.
[2] *Journal of physiology.* Bd. IV, S. 198.

Digitized by Google

handen sind, und die schwächere durch die rothen, so wird es begreiflich, dass gemischte, frische Muskeln in der ersten Zeit sich in Folge künstlicher Reizung vom Nervenstamme aus nach Art der weissen zusammenziehen. Die sich langsamer und träger zusammenziehenden rothen Muskeln werden eben einfach mitgerissen. Ermüdet man aber mehr und mehr die weissen Antheile, so kommen auch die rothen zur Geltung und die Curve wird zweigipfelig. Sind dagegen die Muskelfasern nicht zu ungleich vertheilt, sind die rothen nicht gar zu sehr in der Minorität, so sieht man gleich bei den ersten Reizungen auch die rothen zu ihrer Geltung kommen, die Curve ist gleich von vornherein zweigipflig, wie beispielsweise die des Wadenmuskels der Ratte [1] und in der Regel auch die des Sartorius des Frosches.

Da nun die normale, vom Gehirn ausgehende Erregung motorischer Nerven sicherlich ganz verschieden von derjenigen ist, die wir etwa durch starkes Tetanisiren der Nerven erzeugen, so leuchtet ein, dass auch der Wille, wenn er einen Muskel zur Zusammenziehung bringt, keineswegs alle Muskelfasern in gleicher Weise trifft, sondern die verschiedenen Antheile desselben in ganz bestimmter Weise ausliest und für den bestimmten Zweck ausnützt. Es hat bereits Ranvier [2] sich die Frage zu beantworten gesucht, welche Bedeutung die rothen Muskeln neben den weissen haben dürften, wenn, wie es nicht selten der Fall ist, gewisse grössere Antheile eines Muskels roth, andere weiss sind. Sie spielen nach ihm eine grosse Rolle in der Ausgleichung und Abrundung der Bewegungen (l'équilibration et l'harmonisation des mouve-

[1] Yeo und Cash, Proceed. of the royal society. Vol. 35, N° 226, 1883, S. 281.
[2] l. c. S. 217.

Digitized by Google

ments) und wirken vermöge ihrer elastischen Eigenschaften dahin, die schnelle und jähe Bewegung der weissen Muskeln in eine mehr gleichförmige umzuwandeln.

Im Allgemeinen kann man wohl dieser Anschauung sicherlich zustimmen, im Besonderen aber wird man über die Bedeutung dieser Gebilde erst ins Klare kommen, wenn man die verschiedenen Muskeln, ähnlich wie ich es gethan, auf das Genaueste auf ihre Zusammensetzung und auf ihre Leistung prüft. Man wird um so mehr zu einer derartigen Arbeit aufgefordert, als man in einzelnen Fällen sowohl makroskopisch, wie namentlich immer mikroskopisch zu der Thatsache geführt wird, dass die rothen und weissen Muskeln nicht regellos durcheinander gemischt sind, sondern in ganz bestimmter Weise und zwar immer in gleicher Weise angeordnet sind. Gewisse Muskeln oder Muskelantheile eines Muskels enthalten mehr von der einen, andere mehr von der andern Art, wofür ich unten einige Beispiele bringen werde. Die Art einer Muskelleistung, sowohl was ihre Kraft als ihre Dauer anlangt, wird hierdurch in ganz bestimmter Weise beeinflusst. Andererseits dürfte eine Menge von Versuchen und Betrachtungen, die ja wesentlich an Froschmuskeln gewonnen wurden, in einem ganz andern Licht erscheinen, wenn man sich überlegt, dass man in einem Muskel nicht eine Menge von anatomisch und physiologisch gleichartigen, sondern im Gegentheil von ziemlich verschiedenen Einzelgebilden vor sich hat.

Nachdem wir so die Ueberzeugung gewonnen, dass der Frosch ähnlich wie das Kaninchen zwei verschiedenartige Muskelfasern hat, lag die auch schon von RANVIER ausgesprochene Vermuthung nahe, diese beiden Muskelarten seien in der ganzen Reihe der höheren Thiere verbreitet. Es ist nicht schwer, wenn man einmal die Methoden kennt, sich von der Richtigkeit dieser Annahme zu überzeugen. Ich beginne zunächst mit der Besprechung der Verhältnisse von *Mensch* und *Säugethier*.

Digitized by Google

Untersucht man beliebige, *frische* menschliche Muskeln in oben beschriebener Weise, indem man sie ausgespannt trocknet, in feine Querschnitte zerlegt und in zweiprozentiger Essigsäure aufquellen lässt, so sieht man ziemlich regelmässig auf jedem grösseren Querschnitt zweierlei verschiedene Muskelbündel, die sich allerdings weniger durch Grösse oder Farbe, als namentlich durch eine eigenthümliche Trübung von einander unterscheiden. Hat man die Muskeln einer Leiche kurz nach dem Tode entnommen, so zeigen die trüberen Felder auch eine andere Färbung, als die helleren. Der Unterschied ist aber, wie gesagt, nicht immer in die Augen springend und verwischt sich um so mehr, je ältere, schon in Zersetzung begriffene Muskeln man hat nehmen müssen oder je mehr man die Schnitte nachträglich mit aufhellenden Mitteln (Glycerin, Canadabalsam) behandelt. Dies ist auch offenbar die Ursache, wesshalb man die sonst (namentlich an andern Geschöpfen) überaus leicht zu sehenden Unterschiede einzelner Muskelfasern bisher ganz und gar übersehen hat. Wenigstens habe ich in der Litteratur keine Angabe auffinden können, die dieses Umstandes gedacht hätte. Nur in dem Kölliker'schen Handbuch der Gewebelehre, Leipzig 1863, S. 186 ist ein derartiger Querschnitt eines menschlichen Muskels gezeichnet, auf den ich hiermit den Leser verweise. Höchstwahrscheinlich hat Kölliker hier dasselbe vor sich gehabt, was ich jetzt vielfach gesehen. Die dunkle Muskelfaser *c* in der genannten Abbildung zeigt blasse feine Punkte, » die vielleicht von den Fibrillen herrühren, « die beiden anderen helleren dagegen grössere Pünktchen, die durch die interstitiellen Fettkörnchen bedingt sein sollen.

Es war mir bis jetzt noch nicht möglich, die verschiedenen menschlichen Muskeln auf diese Verhältnisse hin zu untersuchen. Sowohl Material wie Zeit mangelten.

Digitized by Google

Auch wird es für den Physiologen und Arzt wesentlich von Interessse sein, entweder ein allgemeines Gesetz in der Vertheilung dieser verschiedenartigen Fasern aufzufinden oder wenigstens zu wissen, welche Muskeln wesentlich die eine und welche die andere Fasergattung enthalten; denn gemischt schienen mir alle Muskeln zu sein, die ich untersuchte. Ich habe daher vorläufig meine Aufmerksamkeit nur denjenigen Muskelgruppen zugewandt, die wie die allgemeine ärztliche Erfahrung in Uebereinstimmung mit dem physiologischen Versuch aussagt, eine verschiedene Erregbarkeit und Ermüdbarkeit aufweisen. Oben wurde des RITTER'schen Versuches gedacht, der darin besteht, dass schwache elektrische Ströme, die den Hüftnerven eines Frosches treffen, wesentlich die Beuger, stärkere dagegen die Strecker erregen. Diese von ROLLETT, LUCHSINGER und mir bestätigte Thatsache findet ihr Analogon in dem bekannten Umstande, dass z. B. Gifte oder andere schädigende Einflüsse wesentlich *eine* Muskelgruppe in ihrer Wirksamkeit herabsetzen, wie das namentlich von der chronischen Bleivergiftung schon lange bekannt ist, welche die Strecker der obern Extremität lähmt, während sie die Beuger verhältnissmässig unberührt lässt. Neuerdings hat man auch einen ähnlichen Unterschied zwischen den Erweiterern und Verengerern des Kehlkopfes sowohl klinisch wie experimentell nachweisen können, indem nach den Angaben von ROSENBACH[1] und SEMON[2] die Erweiterer die leichter zu schädigende Gruppe sind und bei Erkrankungen ihrer Nerven eher gelähmt wurden, als die Verengerer, womit allerdings meine Versuche am Thier noch nicht recht in Uebereinstimmung sind. Auch hat kürzlich Fräulein NEUMANN[3] in dem LUCHSINGER'schen Laboratorium

[1] *Breslauer ärztliche Zeitschrift*, 1880, N° 2 u. 3.
[2] *Berliner klinische Wochenschrift*, 1883, N° 46.
[3] Dissertation. Bern 1883.

Digitized by Google

nachgewiesen, dass die Muskelgifte immer die leichter erregbaren Muskelgruppen zuerst reizen, beziehungsweise schädigen.

Alles drängt also darauf hin, dass auch anatomische Unterschiede zwischen jenen beiden Muskelgruppen vorhanden sind und nichts liegt näher, als anzunehmen, dass sie eben je nach ihrer Mischung aus weissen oder rothen Bestandtheilen, mehr die Eigenschaften der einen (schnellere Verkürzung, leichtere Erregbarkeit und Erschöpfbarkeit) oder die der andern aufweisen. Diese Annahme ist aber viel leichter gemacht, als erwiesen ; denn es ist selbstverständlich ungemein schwer von einem irgend wie grossen Muskel, der eine unzählige Menge von Fasern hat, zu sagen, er enthalte mehr rothe als weisse. Man könnte sich vielleicht damit helfen, den Hämoglobingehalt des ausgespülten Muskels festzustellen, aber auch diese Methode hat gerade beim Menschen aus gleich mitzutheilenden Gründen grosse Schwierigkeiten. Man muss sich also an kleine Muskeln halten, die eher zu übersehen sind. Demgemäss habe ich die Kehlkopfmuskeln angefangen zu bearbeiten, vorläufig leider erst angefangen, aber noch lange nicht abgeschlossen. Es würde mich zu weit führen, auf alle Einzelheiten einzugehen, nur sei erwähnt, dass der musculus vocalis, der auch äusserlich beim Menschen und namentlich bei vielen Hausthieren heller ist, als der Crico-arytænoideus posticus weniger rothe Fasern enthält, als der letztere. Die rothen Fasern nehmen hingegen an Zahl nach unten und aussen zu und sein Nachbar und Mitarbeiter, der Crico-arytænoideus lateralis, ist viel röther, desgleichen auch der inter-arytænoideus, der gewöhnlich sehr dunkelroth ist. Entsprechend diesen anatomischen Verhältnissen habe ich an Kehlköpfen frisch getödteter Säugethiere (Schwein, Schaf) gefunden, dass die intensiv rothen Muskeln länger elektrisch erregbar blieben, als die

Digitized by Google

weniger rothen oder blassen. Zu meiner Freude fand ich kürzlich, dass auch CHAUVEAU [1] ganz das Gleiche an dem Kehlkopfe des Pferdes beobachtet hat.

Versuche am Kaninchen belehrten mich dann, dass schwache elektrische Reize, welche den Vagus treffen, die Stimmritze eher zusammenziehen, stärkere sie dagegen öffnen und erweitern. Die Erweiterer müssen also hier zusammengenommen stärker sein, als die Verengerer, aber vom Nerven aus schwerer erregbar, als die Verengerer.

Ich habe hier bis jetzt immer von rothen und weissen Muskeln beim Menschen gesprochen, während doch jeder weiss, dass eigentlich weisse Muskeln der Mensch nicht besitzt. Indess er besitzt Muskelfasern, die in ihrem mikroskopischen Bau den rothen des Kaninchens gleichen, da sie auf Längsschnitten wesentlich Längsstrichelungen, auf Querschnitten die charakteristische Punktirung und dunklere Färbung aufweisen. Diesen stehen die andern gegenüber, welche im Grossen und Ganzen mehr den weissen des Kaninchens gleichen, nur dass sie hämoglobinhaltig sind. Es sind dies also sozusagen weisse Muskeln, die mit einem rothen Farbstoff durchtränkt sind, wie ja auch beim Kaninchen in den weissen Muskeln das Hämoglobin keineswegs vollständig fehlt. Die Menge dieses rothen Farbstoffes hängt nun mit der Thätigkeit und der Entwicklung des Muskelsystems zusammen ; denn jeder Anatom weiss, dass die Muskeln von kräftigen, gesunden Personen dunkelroth sind gegenüber denselben Muskeln oder Muskelantheilen schwächlicher oder abgezehrter Personen.

Diese Thatsache führt mich noch zu der Besprechung einer Ansicht, welche von MEYER [2] und KRAUSE [3] auf-

[1] Comptes rendus, 1878, S. 139.
[2] *Archiv für Anat. u. Physiol.*, 1875, S. 217.
[3] *Anatomie des Kaninchens*, Leipzig 1884, S. 52.

Digitized by Google

rechterhalten wird und die dahin geht, dass die weissen Muskeln nur entartete rothe Muskeln seien und sich demzufolge wesentlich bei Hausthieren (Kaninchen, Meerschweinchen) finden, die ihre Muskeln verhältnissmässig wenig gebrauchen. Bei Thieren derselben Art oder Gattung, welche frei leben, seien alle Muskeln roth, so bei dem wilden Kaninchen und dem Hasen. Auch Ratte und Maus zeigen dergleichen Unterschiede nicht. Obwohl hiergegen seinerzeit schon RANVIER [1] den Einwand erhoben, dass auch beim wilden Kaninchen (lapin de garenne) beiderlei Muskeln in ganz ähnlicher Weise, wie beim zahmen seien, so habe ich gegen die letztere Behauptung von KRAUSE noch Folgendes beizubringen. Ein Unterschied in den Muskeln wie beim zahmen Kaninchen findet sich allerdings in denjenigen der Ratte und Maus nicht; sondern alle Muskeln der genannten Thiere sehen mehr oder weniger roth aus. Aber es ist ungemein leicht sich mittels der obengenannten Methoden davon zu überzeugen, dass auch diese Thiere zweierlei Muskeln haben, nämlich rothe, so wie das Kaninchen mit wesentlich fibrillärem Bau und röthliche, die den weissen des Kaninchens entsprechen. Auf Querschnitten z. B. vom Wadenmuskel der Maus sieht man ausserordentlich schön, wie die verschiedenen Muskelfasern durcheinander gemischt sind.

Wir wollen also keineswegs in Abrede stellen, dass durch den Nichtgebrauch eines Muskels sein Hämoglobingehalt bedeutend herabgehen kann, müssen uns aber auf der andern Seite des Bestimmtesten dahin aussprechen, dass auch nicht gezähmte Thiere deutlich zweierlei Muskelfasern aufweisen, die sicherlich auch physiologisch und zwar in dem Sinne von einander verschieden sind, wie es bereits RANVIER ausgesprochen. Der Einwand von MEYER,

[1] l. c. S. 218.

Digitized by Google

dass auch rothe Muskeln des Kaninchens z. B. der Flexor digitorum sich nach Art der weissen schnell zusammenziehen, verliert nach den von mir gefundenen Thatsachen seine Beweiskraft, da er nicht ein rein rother Muskel ist, wie der Semitendinosus, sondern ein gemischter, dessen weisse Antheile sich eben bei der Reizung mit ihren schnellen Zuckungen sozusagen in den Vordergrund drängen.

Von Säugethiermuskeln empfehle ich noch diejenigen des *Hundes*, welche ebenfalls durchweg (so weit ich wenigstens gesehen) gemischte sind; desgleichen die vom Pferd, Schaf, Rind und Schwein. Namentlich bei letzterem Thier ist der Farbenunterschied ausserordentlich gross, wie man an jedem Cotelette sehen kann, an welchem gewisse unmittelbar an den Rippen ansitzende Theile (mm. inter costales, etc.) roth, im gebratenen Zustande rothbraun, die übrige grosse Fleischmasse dagegen blassroth ist. Erwähnt sei noch, dass die Kaumuskeln (m. masseter) bei all' den genannten Thieren mit Ausnahme vom Hund rein roth waren. Der Hund hat Kaumuskeln aus beiderlei Fasern gemischt, was wohl mit der Schnelligkeit in der Ergreifung der Beute zusammenhängen mag [1]. Ebenso die Katze.

Das Thema ist wie gesagt zu umfangreich, als dass ich eine grosse Menge sich von selbst aufdrängender Fragen schon hätte in Angriff nehmen können. Ein allgemeines Gesetz, wo wesentlich die rothen und wo die weissen (beziehungsweise die ihnen analogen röthlichen) Fasern sitzen,

[1] Ranvier sagt l. c. S. 218, dass Arloing und Lavocat bei vielen Thieren rothe Muskeln aufgefunden hätten und ihnen (ähnlich wie er selbst) wesentlich das Entstehen von langsamen Bewegungen (mouvements soutenus) zuschrieben. Die Arbeit findet sich, wie mir Hr. Ranvier freundlichst mittheilte, in den Berichten der Académie des sciences de Toulouse, 1875. Ich habe mir die Arbeit bis jetzt noch nicht verschaffen können.

Digitized by Google

habe ich noch nicht ausfindig gemacht; doch scheinen die rothen Muskeln dauernd in einem gewissen Tonus zu sein, die weissen dagegen nicht.

Beiderlei Muskelfasern finden sich dann, wie bekannt, bei den *Vögeln*. Der Pectoralis aller Vögel, welche gut fliegen, ist nicht bloss dunkelroth, sondern hat auch in ausgesprochenster Weise den fibrillären Bau der rothen Muskeln. Der Durchmesser der einzelnen Muskelfasern, die im Querschnitt bei mittleren Vergrösserungen und obigen Behandlungsweisen dicht mit Pünktchen übersäet sind, ist gering, viel geringer als bei den Säugethieren. Ueben die Vögel nicht ihre Flugmuskulatur, wie z. B. die Hühner, so wird der Pectoralis weiss. Weissliche oder besser gesagt röthliche Partieen habe ich aber auch bei den besten Fliegern gefunden. Bei unserer gewöhnlichen Haustaube ist der tiefste Theil des Pectoralis, der sogenannte Pectoralis tertius, welcher aus dem Winkel entspringt, den die Fläche des Brustbeins mit seinem Kamm bildet, wesentlich weiss. Bei der Mauerschwalbe sind die tiefsten Schichten des grossen Pectoralis selbst, welche auf dem Pectoralis tertius aufliegen, ebenfalls röthlich, d. h. aus beiderlei Fasern gemischt, währen dich den Pectoralis tertius tief roth fand.

Aehnlich den Vögeln verhält sich die *Schildkröte*. Auch bei ihr kann man schon mit blossem Auge die röthlichen und weisslichen Abschnitte erkennen. Meine Beobachtungen stellte ich an Testudo græca an.

Ueber die *Batrachier* ist bereits oben das Nöthige gesagt; auch die *geschwänzten Lurche* (Triton) zeigen in ihren Extremitäten und den oberflächlichen Schichten ihres Schwanzes wesentlich die rothen, in den tieferen Schichten des Schwanzes dagegen die weissen Muskeln. Der Farbenunterschied schien mir ausserordentlich gering. Die Punktirung hingegen, beziehungsweise die Längsstriche-

Digitized by Google

lung ist aber bei der einen Art der Fasern viel deutlicher ausgeprägt, als bei der andern. Zudem sind wie beim Frosch die dünneren Muskelfasern die Analoga der rothen Muskeln.

Zum Schluss noch die Bemerkung, dass wenn ich mir auch des durchaus Lückenhaften der ganzen Untersuchungsreihe bewusst bin, ich es dennoch gewagt habe, die bis jetzt gefundenen Ergebnisse kurz zusammenzustellen, einmal weil bei dem grossen Umfang vorliegender Thatsachen ich sobald nicht in der Lage sein werde, sie einigermaassen vollkommen abzuschliessen und andererseits, weil ich von verschiedenen Seiten nach den Resultaten dieser meiner Arbeit gefragt worden bin.

Digitized by Google

LES

ORGANES CHORDOTONAUX DES DIPTÈRES

ET LA

MÉTHODE DU CHLORURE D'OR

(OBSERVATIONS CRITIQUES)

PAR

ARTHUR BOLLES LEE

Avec la planche XXXVII.

Dans l'intéressant travail de H. VIALLANES « Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux » on lit (p. 26) l'énoncé suivant : « *Chez les larves que j'ai étudiées* » (il s'agit de larves de *Tipula*, *Musca* et *Eristalis*) « *on rencontre, entre les téguments et les muscles, des ganglions périphériques qui n'appartiennent ni à la chaîne ventrale ni au système stomato-gastrique. Je ne crois pas qu'on ait signalé jusqu'à présent rien d'analogue chez les Insectes.* » Cela paraît fort intéressant, même un peu émotionnant : des asticots qui ont un système nerveux de plus que nous ! Cependant, en

Digitized by Google

examinant les figures et les descriptions de l'auteur, on trouve bientôt qu'il y a lieu de se calmer.

Les « ganglions périphériques » en question se trouvent effectivement n'être pas autre chose que des organes chordotonaux ! Cela ressort avec évidence des figures et des descriptions de VIALLANES; le lecteur qui ne connaît pas ces organes par autopsie n'a qu'à consulter les planches du beau travail de GRABER (*Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. XX) pour se convaincre de la chose. Ces ganglions ne sont donc pas choses nouvelles; ce qu'il y a de nouveau dans les conclusions de VIALLANES, c'est l'assertion que ces « ganglions périphériques » n'appartiennent ni à la chaîne ventrale ni au système stomatogastrique. Or il est parfaitement certain, et facile à démontrer, que le nerf chordotonal provient de la chaîne ventrale. Cela est si facile à vérifier qu'il est inutile de donner des figures à l'appui; chacun peut vérifier le fait sur la première larve de *Culex* venue; chez l'*Eristalis* l'observation est plus difficile, je l'ai cependant faite bien des fois pour les nerfs chordotonaux du 1er anneau.

J'arrive au but principal de ces lignes, qui est, de donner une réponse à la question (que le lecteur se sera certainement faite). Comment se peut-il qu'un travailleur aussi consciencieux que VIALLANES ait pu donner une description aussi inexacte de structures dont les traits généraux ne sont nullement difficiles à saisir?

Or je pense que cela tient à ce que la méthode du chlorure d'or, qui a été celle dont VIALLANES s'est servi dans ces recherches, ne vaut absolument rien pour ce genre d'études. J'ai essayé toutes les méthodes usuelles lors de mes recherches sur l'histologie des organes chordotonaux, et c'est le chlorure qui m'a donné les plus mauvais résultats. Vu le prestige dont jouit ce réactif, ce ne sera pas peine perdue d'examiner d'une manière criti-

Digitized by Google

que les résultats qu'il fournit, en prenant un objet qui permette de les contrôler par l'observation des structures vivantes.

Dans fig. 1, je donne un dessin *fait sur le vivant* d'un organe chordotonal triscolopique du 1er anneau d'une larve d'Eristalis. C'est ou bien le même organe figuré par VIALLANES (fig. 5 de sa planche 1, reproduite ici, fig. 2) ou le suivant (comme j'ai dit ailleurs[1], il se trouve dans *chaque anneau du corps* de cette larve une paire d'organes triscolopiques et une de monoscolopiques; et la méthode du chlorure d'or a permis à VIALLANES d'en démontrer un seul dans tout l'animal!). On y voit le nerf chordotonal (*nc*), à structure fibrillaire, qui se divise, avant d'entrer dans le ganglion, pour donner un rameau (*nh*) qui ira se diviser (tout en formant de petits ganglions sur son parcours) en une arborisation dont les terminaisons se trouvent dans (pas *entre*) des cellules hypodermiques et dans des poils tactiles. L'autre rameau descend dans le ganglion, que l'on voit composé de trois cellules parfaitement distinctes, suspendues autour de l'organe chordotonal (*oc*). *Li* est le ligament chordotonal, dont *h* est l'insertion dans l'hypoderme. *bt* est la bande terminale (*Endfaser* des auteurs). Dans l'intérieur de cet organe se voient les éléments scolopaux dont du moins les stylets *(Stifte)* se font remarquer de suite par leur réfringence (pour plus de détails je renvoie à mon travail précité). Dans le ganglion lui-même on peut, dans des cas favorables, découvrir que ses cellules sont non seulement distinctes mais pédonculées. On voit facilement que chacune d'elles est revêtue d'une membrane anhiste (*m*) qui rappelle la capsule des cellules du sympathique des Vertébrés, et contient un protoplasme à fibrillation concentrique, un gros noyau (*n*)

[1] *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. p. 133.

Digitized by Google

à nucléole, et souvent une vacuole périphérique (*v*) (autre trait qui rappelle les ganglions sympathiques des Vertébrés).

Prenons maintenant la figure du « ganglion périphérique » de la même larve donnée par VIALLANES (reproduite ici fig. 2) : toutes ces structures sont dénaturées au point d'être méconnaissables. Je me hâte de dire que cela était également le cas avec les préparations que j'ai faites au chlorure; je ne doute nullement de l'habileté avec laquelle VIALLANES aura employé cette méthode; mon désir est de prouver que la méthode elle-même est radicalement mauvaise.

Dans la figure qu'il donne du « ganglion périphérique » de *Tipula*, les éléments scolopaux sont complètement absents; et cependant il suffit d'être muni d'un D de ZEISS ou d'un bon VII, de HARTNACK pour les découvrir sur le vivant. Dans la figure qu'il donne d'un de ces ganglions de *Musca* qu'il a baptisés du nom de « ganglions à côtes de melon » (ici reproduite, fig. 3), les cellules ganglionnaires sont visibles, mais altérées au point d'être méconnaissables; les éléments scolopaux sont de nouveau complètement invisibles.

Je conclus de tout ceci (et d'autres faits de ce genre) que le chlorure d'or est un réactif auquel on ne peut jamais se fier lorsqu'il s'agit de détails de structure très fins. C'est surtout dans l'histologie d'organes nerveux qu'il faut se méfier des images qu'il donne.

Quant aux organes chordotonaux, de ces larves en particulier, on peut en faire des préparations passables par les méthodes usuelles, et surtout par celle de MAYER (fixation par l'acide picrosulfurique *concentré*, coloration à la teinture de cochenille, montage dans le baume); mais la seule méthode qui permette d'étudier la structure intime de leurs éléments est tout bonnement l'obser-

Digitized by Google

vation de l'organe vivant faite sur une larve bien fixée dans un bon compresseur renversable. Faire, en pareil cas, des aurifications, et négliger l'étude des tissus vivants, c'est chercher midi à quatorze heures, et s'exposer à encombrer de nouveaux faits imaginaires la bibliographie zoologique, qui n'en est déjà que trop chargée.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

Quatre embryons de poulets monstrueux photographiés à la lumière transmise, vus par la face dorsale.

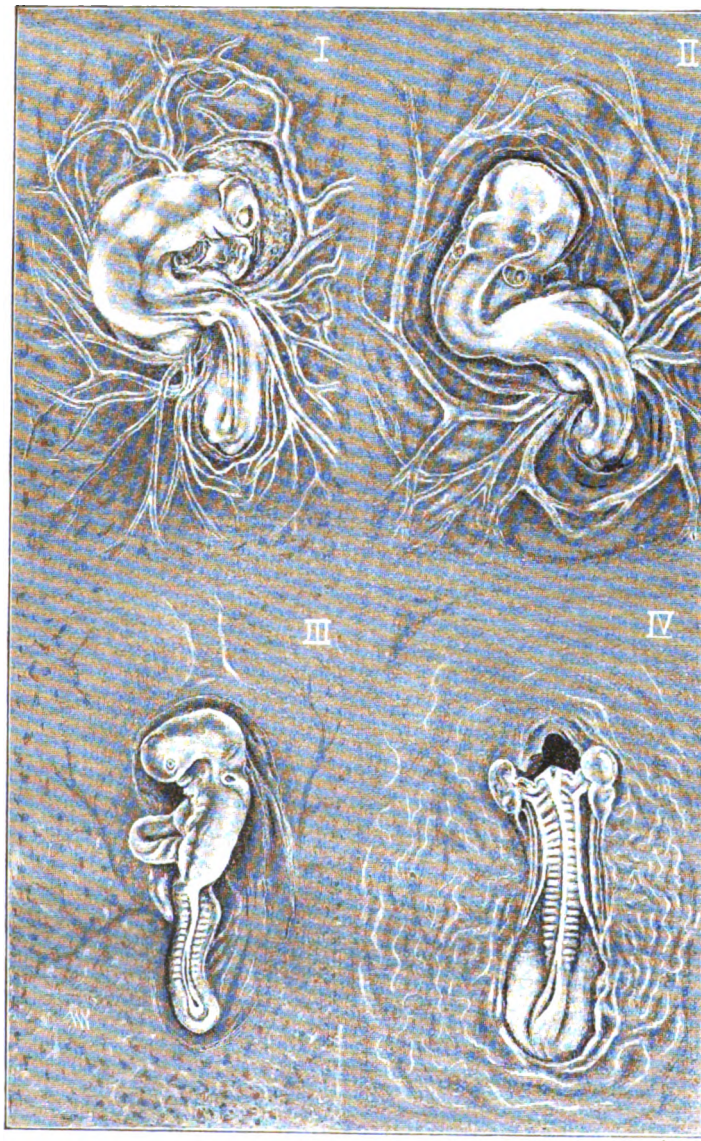
Fig. 1. Embryon dont le prosencéphale a été partiellement détruit par le thermocautère. L'œil gauche est complètement atrophié, l'œil droit est arrêté dans son développement. Trois courbures anormales se voient au niveau du postencéphale, dans la région cervicale, et à la partie supérieure de la région dorsale.

Fig. 2. Cas analogue au précédent, mais avec les yeux complètement atrophiés et les courbures de la nuque et du cou confondues en une seule.

Fig. 3. Embryon chez lequel le côté gauche de l'aire vasculaire a été soumis, à l'âge de 36 heures environ, à la chaleur rayonnante du thermocautère, puis couvé encore pendant un jour et demi. L'inversion est complète, mais l'embryon n'est pas tout à fait normal pour le reste.

Fig. 4. Embryon dont l'extrémité céphalique a été détruite par cautérisation, vers l'âge de 24 heures, et qui a été ensuite couvé pendant un jour ou deux. Chacun des deux cœurs est séparé par un étranglement en oreillette et ventricule, et de chaque ventricule part une bulbe aortique qui se dirige vers la ligne médiane.

Digitized by Google



Stan. Warynski del.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE II.

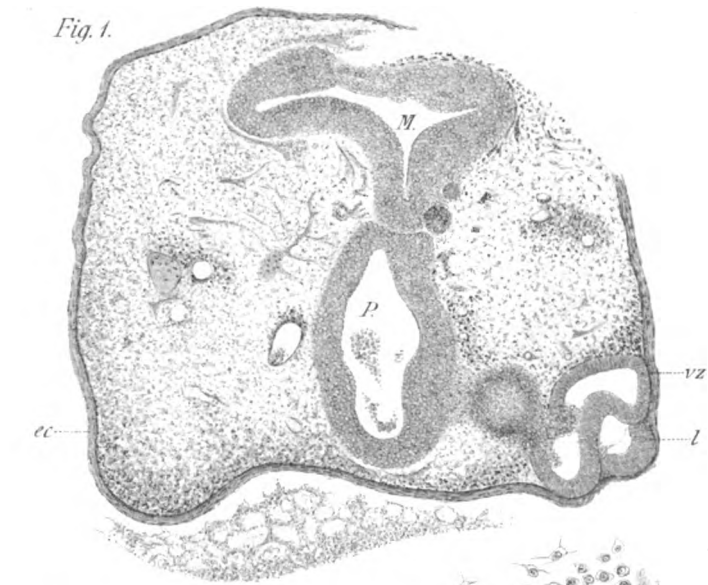
Coupes transversales de la tête de l'embryon représenté sur la figure 1 de la planche VII.

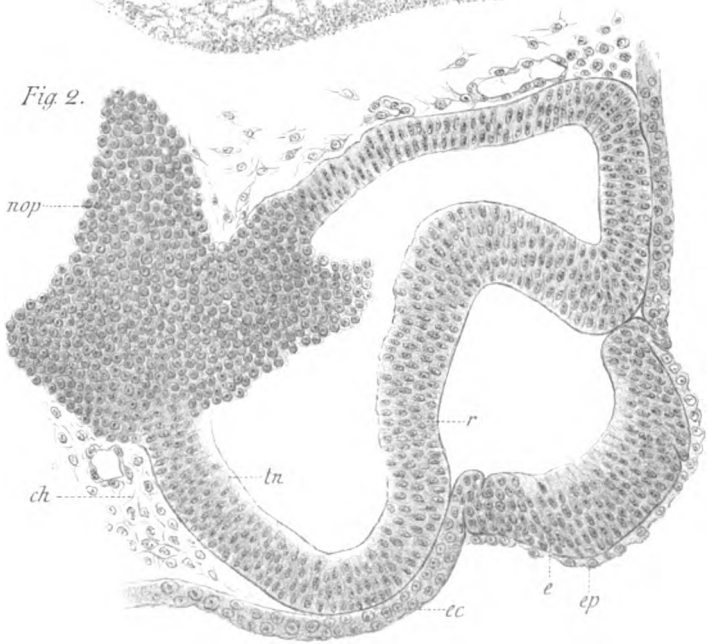
Fig. 1. Coupe transversale à la hauteur de l'œil, vue à un grossissement faible, et montrant l'atrophie du système nerveux central, et l'hypertrophie du tissu mésodermal de la tête. L'œil a été atteint par la coupe.

Fig. 2. Portion de la tranche précédente, grossie plus fortement pour montrer les détails de la structure de l'œil.

E C. L'ectoderme. — *E P.* La couche épidermique. — *L.* Le cristallin étalé et même retourné en dehors. — *V R.* La vésicule rétinienne. — *R.* Moitié interne ou vraiment rétinienne de la vésicule. — *T N.* Tapis noir ou moitié externe de la vésicule rétinienne. — *N O P.* Nerf optique encore à l'état de tissu embryonnaire. — *C H.* Tissu mésodermique qui formera la choroïde. — *P.* Le prosencéphale. — *M.* Le mésencéphale.

Digitized by Google





Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

Embryon de poulet dont le côté gauche a été surchauffé à l'âge de 24 heures, à l'aide du thermocautère tenu à petite distance; remis ensuite pendant deux jours dans la couveuse. Préparation fixée avec l'acide picro-sulfurique et conservée dans l'alcool. Ce sujet est un peu retardé dans son développement, mais du reste normal, sauf l'hétérotaxie qui est complète. Grossi quinze fois en diamètre.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV.

Fig. 1. Tintinnus ampulla, la coquille vide, grossie environ 275 fois.

Fig. 2. Le même avec l'animal en mouvement; individu maigre qui présente la saillie latérale de l'œsophage d'une façon particulièrement accentuée. Même grossissement, 275 fois environ.

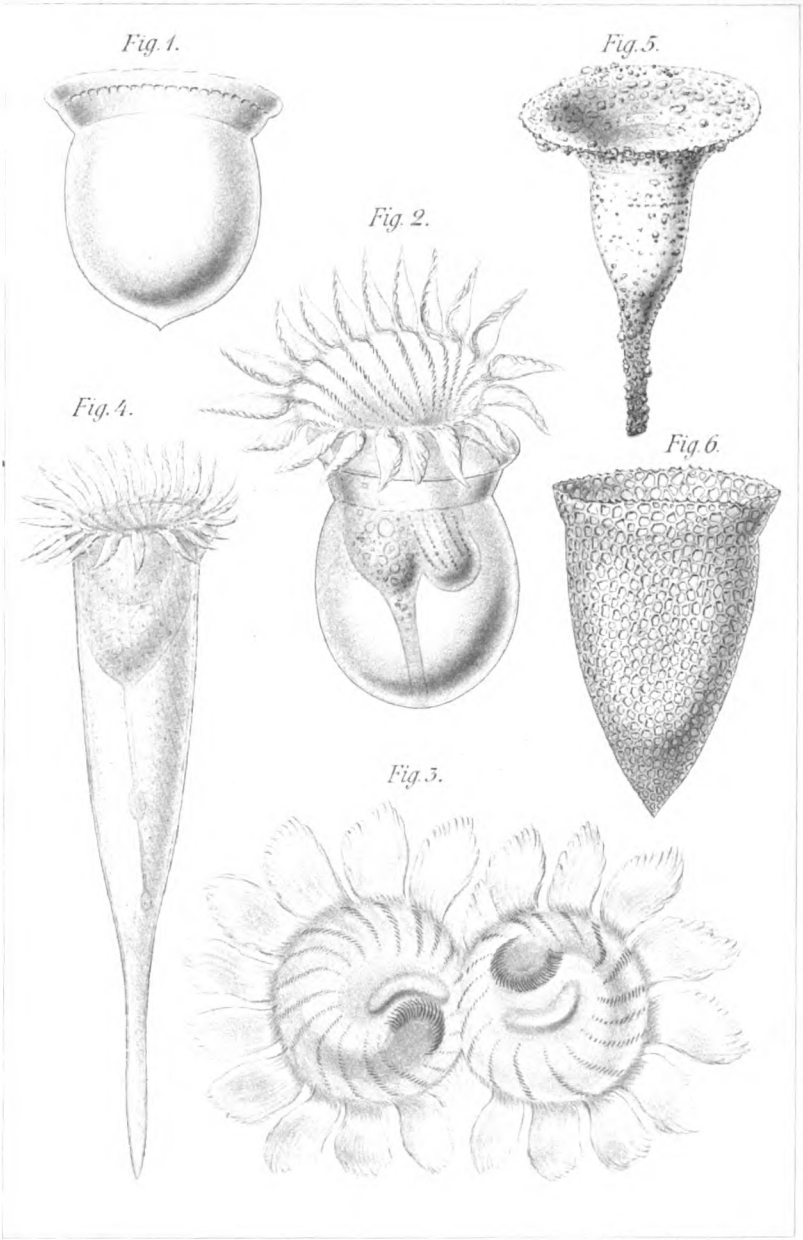
Fig. 3. Deux individus de la même espèce en copulation, vus par la face péristomiale, même grossissement.

Fig. 4. Tintinnus spiralis avec son péristome étalé. Grossi à peu près 275 fois.

Fig. 5. Codonella campanula, la coquille vide, grossie environ 300 fois.

Fig. 6. Cyttarocylis cassis, la coquille vide, grossie environ 275 fois.

Digitized by Google



Gez. Zol. ad nat. del. Lith. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE V.

Fig. 7. Tintinnus ampulla, traité par le perchlorure de fer et l'acide gallique et monté dans le baume de Canada. Grossi 420 fois.

Fig. 8. Cyttarocylis cistellula, la coquille traitée par le perchlorure de fer et l'acide gallique et conservée dans le baume. Grossie 420 fois.

Fig. 9. Dictyocysta templum, la coquille traitée comme les précédentes; grossie 420 fois.

Fig. 10. Portion supérieure de la coquille de *Cyttarocylis cassis* vue en coupe optique; traitée par le perchlorure de fer, l'acide gallique et le baume de Canada; grossie 420 fois.

Fig. 11. Codonella campanula. Le corps et une partie de la coquille; même traitement; grossie 420 fois.

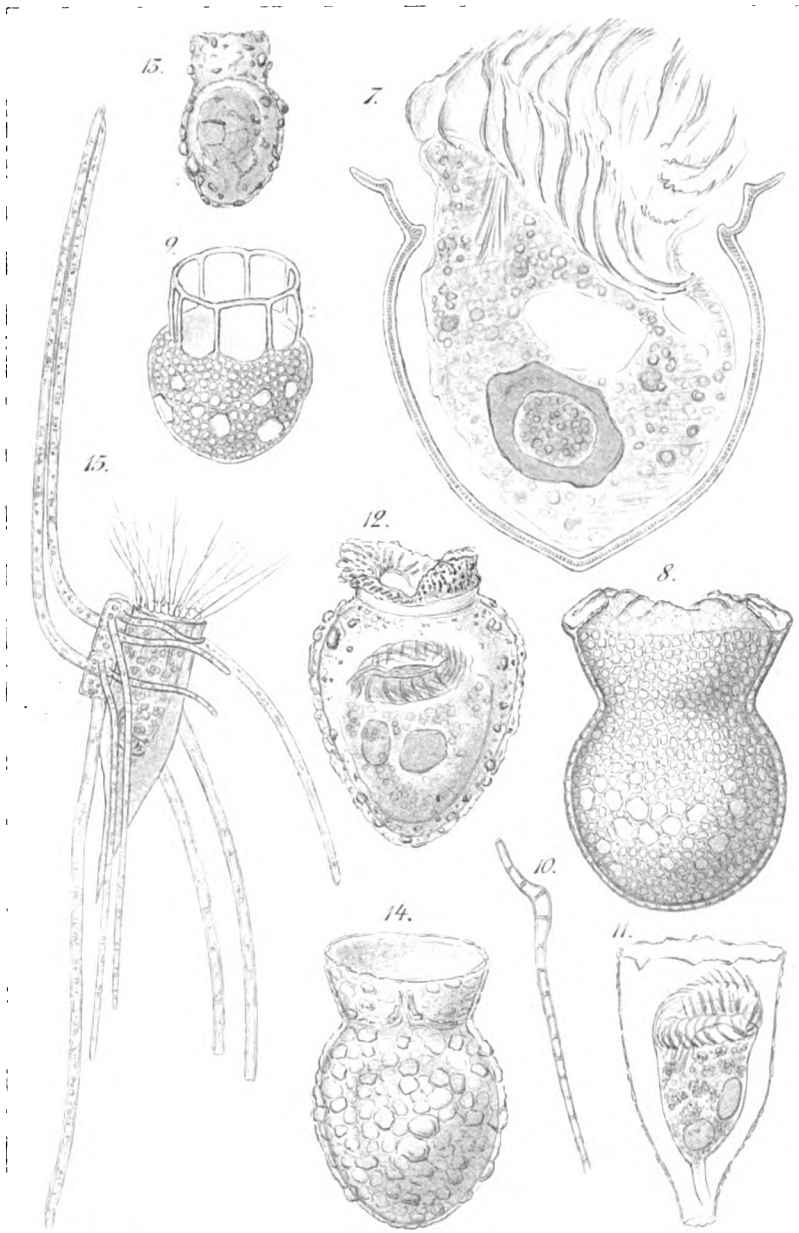
Fig. 12. Codonella ventricosa. Même traitement et même grossissement.

Fig. 13. Codonella nucula. Même traitement et même grossissement.

Fig. 14. Codonella galea, dessinée vivante et grossie 420 fois.

Fig. 15. Tintinnodée nouvelle, dessinée vivante et grossie 360 fois. L'exactitude de ce dessin n'est pas garantie quant à la couronne ciliaire du péristome qui n'a pu être étudiée que sur des animaux vivants.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

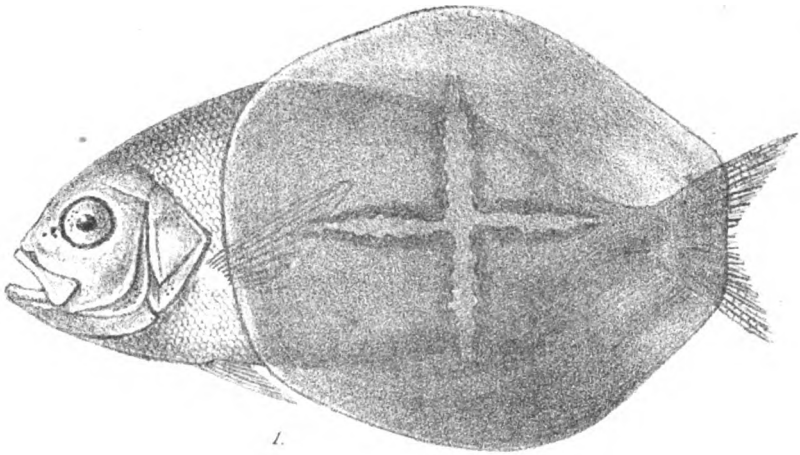
Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI.

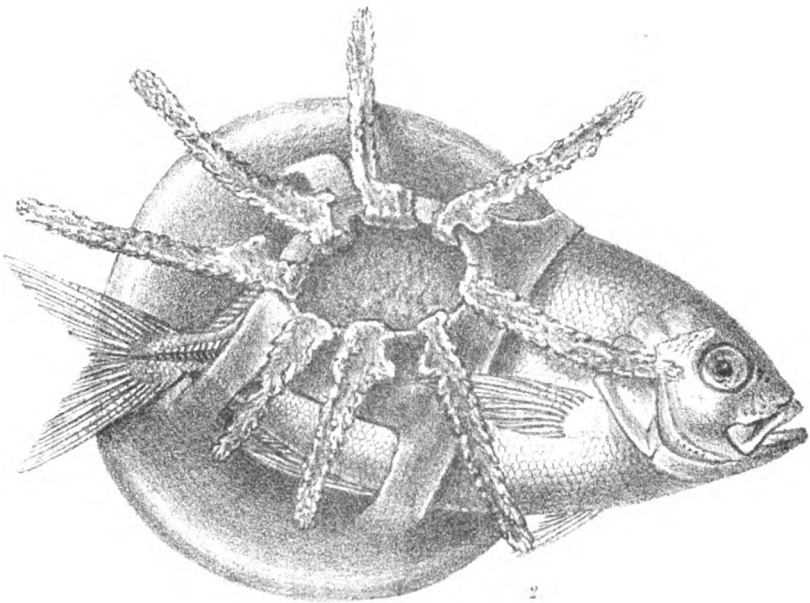
Fig 1. Caranx melampygus et *Crambessa palmipes*, vus en dessus, réduits d'un quart, dessinés d'après un exemplaire à l'alcool

Fig. 2. Les mêmes, vus en dessous.

Digitized by Google



1.



2

A. Lunel del et lith. *Imp. F. Noverraz & fils.*

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

Œufs de Tuniciers, fixés par divers réactifs.

Fig. 1. Ovule de *Ciona intestinalis*, jeune, au début de la formation endogène des cellules folliculaires; fixé par le perchlorure de fer et monté dans la glycérine. Grossi 660 fois en diamètre.

Fig. 2. Vésicule germinative d'un ovule de la même espèce, un peu plus gros que le précédent, isolée par friction du couvre-objet. Préparation au perchlorure de fer, conservée dans la glycérine. Grossissement 660.

Fig. 3. Ovule d'une coupe à travers l'ovaire du même ascidien, durci par l'alcool absolu, coloré à l'hæmoxyline et à l'éosine, monté au baume de Canada. Grossissement 660.

Fig. 4. Ovule tiré par dilacération d'un ovaire de la même *Ciona*, durci à l'acide picrique, conservé à l'alcool et monté au baume. Grossissement 400 diamètres.

Fig 5. Ovule du même animal chez lequel le processus de formation endogène est plus avancé. Traitement par l'acide acétique suivi d'esprit de vin et de glycérine. Dessiné au grossissement de 660 diamètres.

Fig. 6. Même espèce et même traitement; ovule plus jeune. Grossissement 300 diamètres.

Fig. 7. Ovule de *Ciona intestinalis* approchant de sa maturité; alcool absolu, coloration au carmin, baume de Canada. Grossissement 400 diamètres.

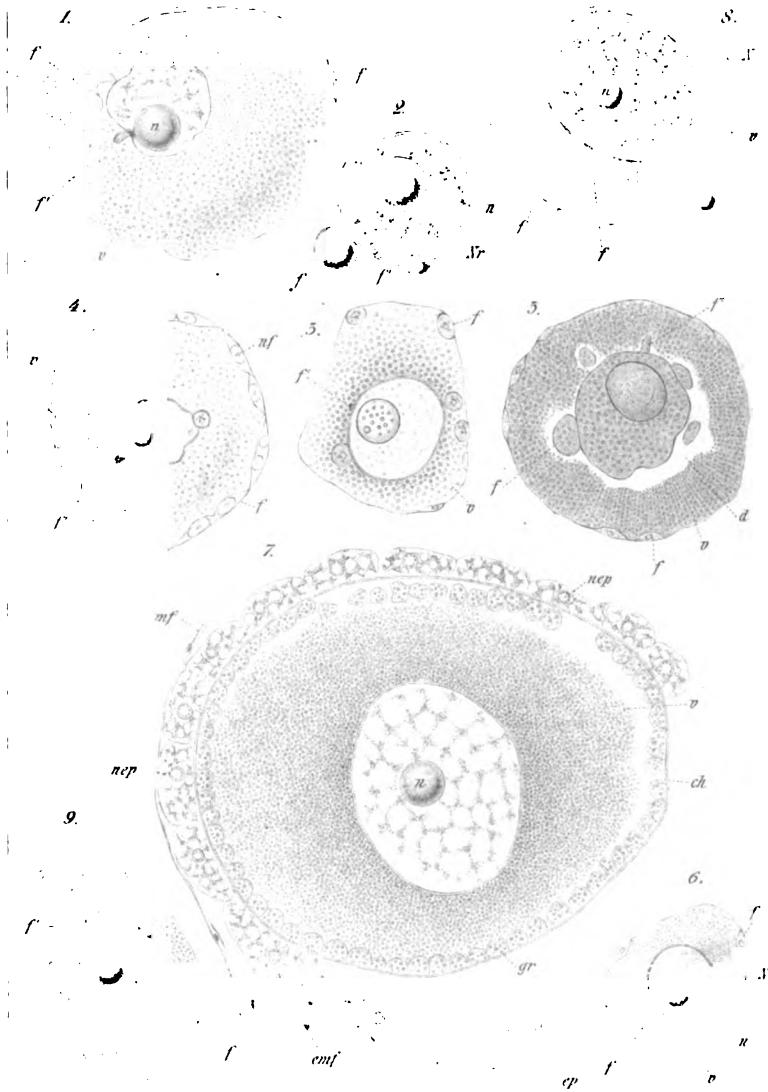
Fig. 8. Ovule de *Pyrosoma mediterraneum* conservé par la méthode de Kleinenberg, coloré au carmin et décoloré suivant la méthode de Grenacher; isolé par dilacération et monté à la glycérine. Grossi 400 fois.

Fig. 9. Même espèce, même traitement, même grossissement.

Explication des lettres pour toutes les figures.

f — cellule du follicule.
f' — cellule folliculaire très jeune, en voie de formation et ne comprenant encore que de la substance nucléaire.
N — vésicule germinative ou noyau de l'ovule.
Nr — réseau de ce noyau.
n — tache germinative ou nucléole.
nf — noyau de cellule folliculaire.
mf — membrane folliculaire.
nmf — noyaux des cellules de cette membrane.
ep — enveloppe papillaire.
nep — noyaux des cellules papillaires.
v — vitellus, ou protoplasme de l'ovule.
gr — corpuscules granuleux ou du testa larvaire.
ch — membrane du chorion.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII

Le développement embryonnaire du Doliolum denticulatum.

Fig. 1. Un œuf, vers la fin de la période du fractionnement, dessiné d'après le vivant, au grossissement de 84 diamètres.

Fig. 2. Embryon arrivé au stade vermiforme, vivant, grossi 84 fois.

Fig. 3. Embryon plus avancé, commençant à se redresser, dessiné vivant, au grossissement de 112 diamètres.

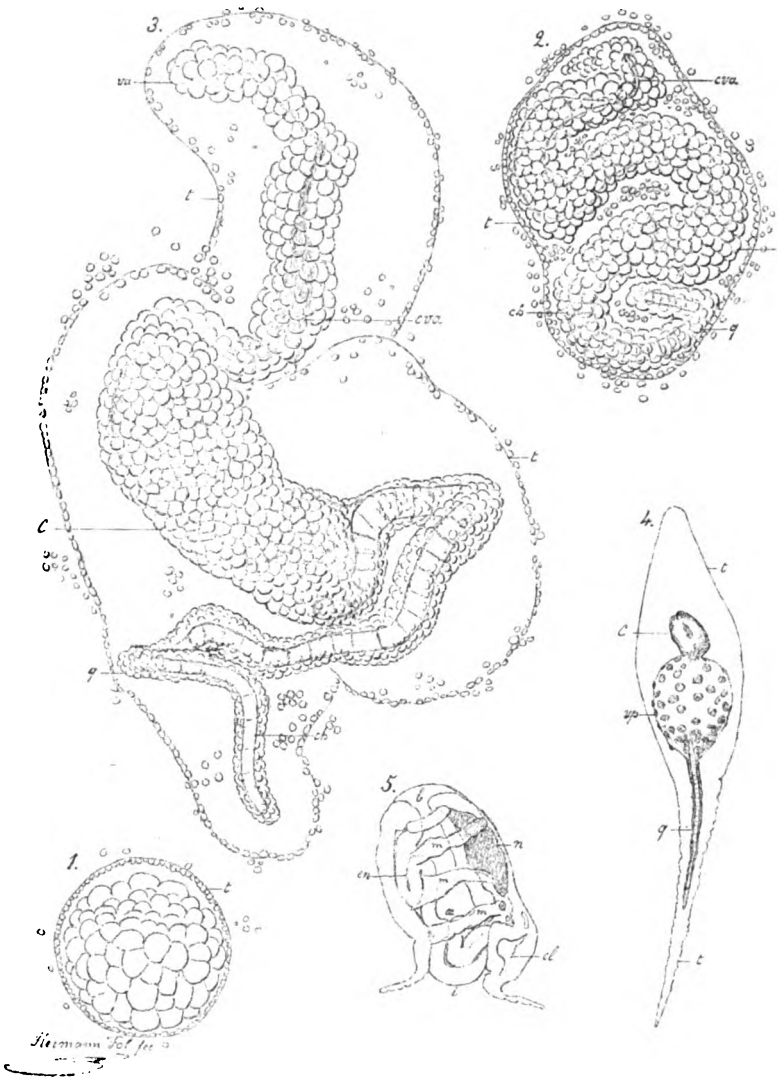
Fig. 4. Larve pêchée en mer, chez laquelle la vésicule antérieure a disparu; vivante. Grossie 30 fois.

Fig. 5. Corps de la précédente, dessiné d'après le vivant au grossissement de 112 diamètres.

Explication des lettres pour toutes les figures.

b — la bouche de la larve.
c — son corps.
ch — la chorde caudale.
cl — le cloaque.
cva — la cavité de la vésicule antérieure.
en — l'endostyle ou glande à mucosité.
i — l'intestin de la larve.
m — les muscles.
n — le ganglion nerveux.
oe — l'œsophage.
q — la queue.
t — la membrane du testa larvaire.
va — la vésicule antérieure.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE IX

Les lettres ont la même signification sur toutes les figures.

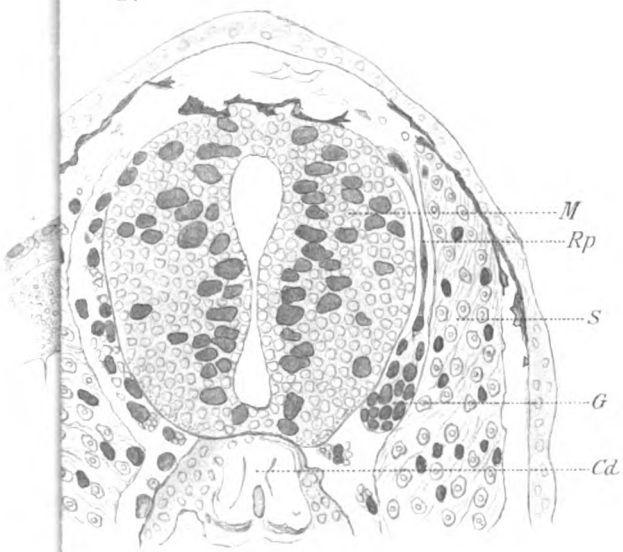
Cd Corde dorsale.
Ect Ectoderme.
Eg Ébauche ganglionnaire.
G Ganglion spinal.
M Tube médullaire.
Mes Mésoderme.
N Nerf spinal.
Ra Racine antérieure du nerf spinal.
Rp Racine postérieure du nerf spinal.
S Somite.
Sb Substance blanche du tube médullaire.

Toutes les coupes représentées sont faites sur des embryons de *Triton Tæniatus*.

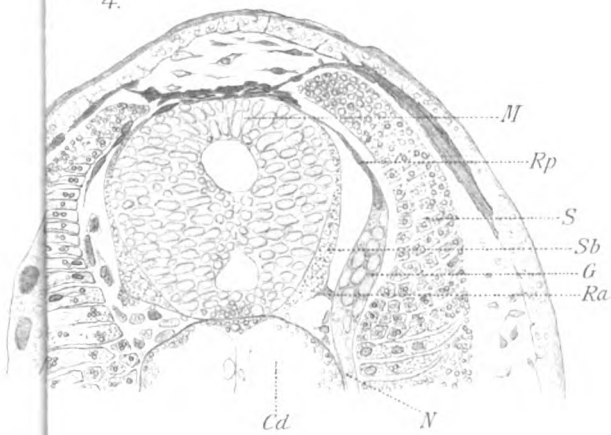
Fig. 1. Coupe transversale d'un embryon de 3 jours 16 heures. Leitz oc. I, obj. 5. Cam. La figure est un peu réduite.
Fig. 2. Coupe transversale d'un embryon de 6 jours 22 heures. Leitz oc. I, obj. 5. Cam.
Fig. 3. Coupe transversale d'un embryon de 7 jours 23 heures. Leitz oc. I, obj. 5. Cam.
Fig. 4. Coupe transversale d'un embryon de 10 jours. Leitz oc. 1, obj. 5. Cam. La figure est un peu réduite.
Fig. 5. Coupe horizontale d'un embryon de 7 jours 23 heures. Leitz oc. I, obj. 3. Cam.

Digitized by Google

3.



4.



M. Bedot del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE X

Fig. 1. *Tanais Oerstedii* ♂, grossi 35 fois.

Fig. 2. *Tanais Oerstedii* ♀, grossi 35 fois.

Fig. 3. Les deux paires d'antennes. *a)* ant. sup. *b)* ant. inf. d'un exemplaire ♂. Grossie 150 fois.

Fig. 4. Les deux paires d'antennes d'un exemplaire ♀. Grossis 150 fois.

Fig. 5. La patte gauche de la 1re paire thoracique d'un ♂. vue de dehors. Grossis. 100 fois.
va, vésicule auditive.
ah, appendice en hache.
o, organe du 6me sens.

Fig. 6. La patte gauche de la 1re paire thoracique d'une ♀. Même grossis. *o,* organe du 6me sens.

Fig. 7. La patte droite de la 1re paire thoracique d'un embryon ♀ sortant de la poche incubatrice. Grossie 270 fois.

Fig. 8. La même patte, mais d'un embryon ♂. Même grossis.

Fig. 9. La patte gauche de la 1re paire thoracique d'un jeune ♂. *ah,* appendice en hache.

Fig. 10. Une patte de la 2me paire thoracique d'un exemplaire ♀. Grossie 270 fois.

Digitized by Google

Fig. 11. Une patte de la 6me paire thoracique du même exemplaire. Grossie 270 fois.

Fig. 12. Un appendice de la 1re paire d'appendices abdominaux d'une ♀. Grossissement 270 fois.

Fig. 13. Lamelle caudale vue par sa face inférieure, avec les deux appendices. Grossissement 270 fois.

Fig. 14. Chitine tégumentaire *c)*; *hy*, hypoderme avec noyaux, vue de profil. Grossissement 270 fois.

Fig. 15. Épine terminale d'une patte de la 1re paire thoracique avec cristaux calcaires dans la chitine. Grossie 270 fois.

Fig. 16. Concrétions calcaires de la chitine tégumentaire. Grossissement 270 fois.

Fig. 17. Hypoderme, vu de face, après traitement par nitrate d'argent. Grossi 270 fois.

Fig. 18. Partie antérieure d'une *Tanais Oesterdii* ♀, vue de côté pour montrer les grosses glandes thoraciques *a)*, et des glandes plus petites *b)*.

*cc*¹, canaux collecteurs primitifs.

*cc*², canal collecteur commun. Grossis. 150 fois.

Fig. 19. Deux éléments glandulaires, I, II, pris d'une grosse glande thoracique.

cc, canal collecteur; *ce*, canal excréteur; *r*, réservoir; *l*, lacunes qui y conduisent; *n*, noyau; dans l'élément glandulaire II les lacunes sont disparues, le réservoir est devenu plus gros. Grossissement 600 fois.

Fig. 20. Une des petites glandes segmentaires avec son canal excréteur, *ce*; *r*, réservoir; *n*, noyaux; *n*¹, nucléole. Même grossissement.

Fig. 21. Extrémité antérieure de la tête (vue de dessous) d'un ♂ pour montrer la disposition des deux glandes qui s'y trouvent. *ce*, canal excrét.; *eg*, éléments glandulaires; *b*, ant. inf.; *y*, yeux. Grossis. 325 fois.

Fig. 22. Cerveau *c*, et ganglions optiques, *gop*; ganglions sous-œsophagiens, *gso*; commissures, *co*; 1er et 2me ganglions de la chaîne ventrale I, II, d'un exemplaire ♀ vus du côté dorsal. Grossis. 270 fois.

Fig. 23. Cerveau et ganglions optiques d'un exemplaire ♂ vu du côté ventral; *na*¹, nerf pour l'antenne supérieure; *na*², nerf pour l'antenne inférieure; *ce*, cellule étoilée; *nop*, nerf optique. Même grossissement.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XI

Fig. 24. Une *Tanais Oerstedii* ♀ pour montrer la disposition du système nerveux. *g. su o*, ganglion sus-œsophagien ou cerveau ; *g. so o*, ganglion sous-œsophagien ; I, II, III.....VII. ganglions thoraciques de la chaîne ventrale ; 1, 2,— 5-6, 7, ganglions abdominaux. Grossis 35 fois.

Fig. 25. IVme ganglion thoracique après traitement par l'acide acétique. *n. ext*, névrilème externe ; *c*, commissures ; *a*, nerf de la patte ; *b*, nerf dorsal ; *e*, nerf ventral. Grossis. 420 fois.

Fig. 26. Extrémité d'une antenne sup. d'un ♂. *bh*, bâtonnets hyalins dessinés à l'état frais ; *sa*, soie auditive. Grossis 730 fois.

Fig. 27. Procès lamelleux du 4me article d'une patte de la 1re paire thoracique vu du côté interne. *hy*, hypoderme avec ses noyaux *n* ; *c*, chitine ; *s*, soies auditives ; *d*, diatomée ; *o*, ouverture. Grossis, 926 fois.

Fig. 28. Procès en hache du 5me article de la même patte, traitée par l'acide osmique. *hy*, hypoderme ; *s*, soies articulées ; *v*, vacuoles. Grossis. 550 fois.

Digitized by Google

Fig. 29. La patte gauche de la 1re paire thoracique d'une ♀ pour montrer l'organe du 6me sens y contenu. *o*, organe ; *ci*, cuticule invaginée ; *c*, cuticule de l'organe ; *of*, orifice situé sur la ligne d'articulation du 2me et 3me articles ; *g*, granules. Préparation à l'acide osmique. Grossis. 420 fois.

Fig. 30. Préparation à l'acide osmique de l'organe du 6me sens, vu du côté externe. *n*, le nerf afférent, à structure nettement fibrillaire et s'étalant sous l'organe ; *hy*, hypoderme ; *c*, cuticule épaisse avec ses canaux transversaux ; *p*, pores des canaux de la cuticule ; *rn*, réseau nerveux ; *tn*, terminaisons nerveuses. Grossissement 926 fois.

Fig. 31. I, cône cristallin dont le pigment a été élevé ; *c*, cristallin ; *p*, reste de pigment ; *r*, rétinulæ.

Fig. 32. Lamelle caudale vue du côté ventral. *a*, *b*, lamelles chitineuses qui peuvent fermer l'anus au moyen des muscles *m* ; *r*, rectum. Grossissement 270 fois.

Fig. 33. Quelques cellules du corps graisseux. *n*, noyau contenant un nucléole ; *g*, globules graisseux. Préparation à l'acide osmique. Grossie 420 fois.

Fig. 34. Région postérieure ou céphalothorax d'un ♂ pour montrer la disposition de l'appareil respiratoire. *c*, cavité respiratoire ; *e*, son orifice d'entrée ; *s*, orifice de sortie ; *fb*, fouet branchial ; *ap.b*, appendice branchial ; *n*, noyaux des cellules qui entourent les cavités. Grossis. 420 fois.

Fig. 35. Trois des cellules vues de face qui entourent les cavités branchiales ; *n*, noyau ; *cs*, corpuscules sanguins circulant entre elles. Grossissement 600.

Fig. 36. Bord latéral de la tête et de la cavité respiratoire de droite, vu en coupe optique ; *c*, chitine tégumentaire ; *hy*, hypoderme et noyaux, trois cellules de la cavité respiratoire ; *n*, noyau ; *l*, lacune qui existe entre elles dans leur partie supérieure. Grossis. 600 fois.

Fig. 37. La partie du cœur située dans le 2me segment thorac. libre. *o*, ostiole de la 2me paire ; *p*, ses prolongements membraneux ; en valves ; *a*, membrane conjonctive externe ; *n*, ses noyaux ; *b*, couche musculaire ; *fm*, fibres musculaires ; *e*, endocardium. Grossis. 600 fois.

Fig. 38. Appareil circulatoire, en partie schématique, d'une *Tanais Oesterdii* ♂. *a*, cœur ; *ac*, artère céphalique ; *at*, artère thoracique ; *cb*, artère abdominale, les flèches indiquent le parcours du sang ; *p*, péricarde.

Fig. 39. Corpuscules du liquide sanguin. Grossis. 600 fois.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XII

Fig. 40. Parties buccales et appendice branchial d'une *Tanais Oerstedii* ♀, vus du côté ventral. *pm,* la paire de pieds mâchoires; m^1, la maxille gauche de la 1re paire de maxilles; *f,* fouet branchial; m^2, la maxille gauche de la 2me paire; *li,* lèvre inférieure; *apb,* appendice branchial droit. Grossis. 420 fois.

Fig. 41. *m,* mandibule et *ls,* lèvre supérieure dans leurs positions surnales, d'une ♀ vue du côté ventral; *pm,* procès masticateur. Grossissement 420 fois.

Fig. 42. Parties buccales d'un *Tanais Oerstedii* ♂ adulte, vu du côté ventral. *ls,* lèvre supérieure; m^1, maxille de la 1re paire; *f,* son fouet branchial; *mp,* pieds mâchoires rudimentaires.

Fig. 43. Partie antérieure du tube intestinal d'une *Tanais* ♀. *ls,* lèvre supérieure; *ob,* ouverture buccale; *m,* mandibules; *œs,* œsophage; *em,* estomac masticateur; *ad,* arête dorsale chitinienne; *d,* les dents qu'elle porte; *pd,* procès chitineux dorsaux; *pv,* procès chitineux ventraux; *pdl,* procès dentaires latéraux; *m,* muscles de l'estomac masticateur; *lc,* lames chitiniennes; *i,* intestin prop. dit. Grossissement 420 fois.

Digitized by Google

Fig. 44. Parois de l'intestin, préparation à l'acide osmique. *mc*, membrane conjonctive, avec *n*, noyaux ; *cm*, couche musculaire ; m^1, muscles longitudinaux externes ; m^2, muscles annulaires externes ; la couche interne de cellules a été laissée de côté. Grossissement 325 fois.

Fig. 45. Paroi de la partie antérieure de l'intestin proprement dit, vue en coupe optique à l'état frais. *mc*, membrane conjonctive ; *cm*, couche musculaire ; *cc*, couche cellulaire interne, avec des noyaux *n* ; *i*, intima chitineuse. Grossis. 600 fois.

Fig. 46. Cellules de l'intestin vues de face. *c*, cellules ; *n*, noyau. Même grossissement.

Fig. 47. Extrémité postérieure d'un des deux tubes hépatopancréatiques, préparation à l'acide osmique. *tp*, tunica propria ; *cc*, couche cellulaire ; *i*, intima ; *ch*, cellules hépatiques avec *n*, le noyau qui renferme un nucléole n^1 ; *cf*, cellule à ferment ; *n*, son noyau ; *g*, globules graisseux noircis par l'osmium. Grossis. 270 fois.

Fig. 48. *Tanais Oerstedii* ♀, pour montrer la disposition des excrétions urinaires. *i*, intestin ; *ch*, tubes hépatopancréatiques ; *ex*, excrétion.

Fig. 48 *bis*. Corpuscules composant les amas *ex*, de nature urinaire, dessinés dans la fig. 48. Grossis 600 fois.

Fig. 49. Appareil génital d'une *Tanais Oerstedii* ♂ vue du côté ventral. *t*. testicule ; *vs*, vésicule séminale ; *ap*, appendice copulateur externe ; *bp*, bord postérieur du 6me seg. thoracique libre Grossis. 270 fois.

Fig. 50. Un des appendices copulateurs externes, grossi 600 fois. *g*, gouttière creusée le long de sa paroi latérale interne ; *o*, orifice de la gouttière. Grossi 600 fois.

Fig. 51. Extrémité antérieure d'un des testicules. *ma*, membrane adventive avec *n*, ses noyaux ; *tp*, tunica propria ; *ég*, épithélium germinatif. Grossis. 420 fois.

Fig. 52. Spermatozoïdes pris dans la vésicule séminale ; *n*, le noyau. Grossis. 926 fois.

Fig. 53. 5me et 6me segments thoraciques libres vus du côté ventral d'une *Tanais Oersteddi* ♀. *og*, orifice génital. Grossis 150 fois.

Fig. 54. Une patte de la 4me paire thoracique d'une *Tanais Oerstedii* ♀ avec une lame incubatrice. Grossissement 150 fois.

Fig. 55. Retraite construite en 12 heures par 6 *Tanais Oerstedii*. Grossie 3 fois.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

ERKLÆRUNG DER FIGUREN DER TAFEL XIII.

Fig. 1. Intracellulare Verdauung in der Keimhaut des Hühnchens (6. Stadium von *His*: Vollendung des Kreislaufes). Salpetersäure von 5 : 100, dann allmählige Härtung in Alkohol, Alaunkarmin, Celloid, Nelkenöl, Balsam.

Ekt. Ektoblastlage.

Ent. Entoblastzellen in verschiedenen Phasen vor und während der Incorporirung der Dotterelemente.

1. Grosse Zelle mit mehreren Vacuolen (?) und oben einer grossen Dotterkugel, welche in hellem Protoplasma sitzt. Der Zellkern und starkkörniges Protoplasma befinden sich rechts in der oberen Zellenecke.

2. Eine Zelle mit länglichen Vacuolen. Von dem Kern geht ein Gerüste von Protoplasmafäden aus. Darüber eine zweite Zelle, deren Deutung zweifelhaft.

3. Entoblast mit daran hängender Dotterkugel.

4. Entoblastzellen ruhend.

5. Vacuolen und Kern mit umgebendem Protoplasmagerüst.

6. Sehr seltsame Zellenform.

7. Entoblastzelle mit Kern und Kernfäden. In einem grossen hellen Raum liegt eine Dotterkugel.

b. Blutkörperchen. *m.* Poreuten.

Fig. 2. Intracellulare Verdauung an der Keimhaut von *Lacerta ag.* Embryo noch ohne Blutkreislauf im Gebiet der Area vasculosa. Pikrinschwefelsäure, Alkohol, Karmin, Celloid, Glycerin. Hartnack, Oelimmersion, Ocul. 3 ausgez. Tubus.

Ekt. Ektoblast. *Ent.* Entoblast.

1. Entoblastzelle mit dunklem Dotterende, hellen, das Licht stark brechenden Dotterelementen. Dazwischen hindurch ziehen sich Protoplasmafäden.

2. Desgleichen, das Protoplasmanetz ist weniger stark entwickelt als bei 1 und der neben 1 liegenden Zelle.

3. Entoblastzelle welche nach oben geöffnet und mit den Mesenchymzellen durch feine Protoplasmafäden in Verbindung zu stehen scheint. Ihr Kern liegt in dem Grund der Zelle, Protoplasmafäden begrenzen drei Vacuolen.

4. Entoblastzelle mit zahlreichen Dotterelementen, aber wenig körnigem Protoplasma.

5. Seltsamer Zustand einer Entoblastzelle, nach der Abgabe der verdauten Substanz. (?)

m Akroblasten auf der Stufe der Wanderzellen (Poreuten).

Digitized by Google

Fig. 3. Intracellulare Verdauung, Keimhaut des Hühnchens, 6 Stad. v. *His*. Schluss des Herzens. Pikrin-Schwefelsäure, Alkohol, Hamatoxylin, Canada. Harnack Nr. 8 Ocul. 3 ausgez. Tubus.

Entoblastzellen aus dem Bereich der Area vasculosa dicht an dem Embryo.

Ekt. Ektoblast. *ge.* Gefässendothelien.

b. Blutzellen. *m.* Poreuten, Nachkommen der Akroblasten.

1—9 Entoblastzellen auf verschiedenen Stufen ihres physiolog. Lebens:

1. mit grosser Dotterkernmasse, welche eine helle und dunkle Portion zeigte, der untere Theil der Zelle zeigte ein Protoplasmanetz; sonst ein heller Raum zwischen der Dottermasse und der Zellengrenze.

Kern nicht sichtbar.

2. Andere Vertheilung des Zellinhaltes. Heller Raum mit Dotterkugel, unten in der Zelle eine Lunula dunkler Substanz, oben helle. Kern nicht sichtbar.

3. Lange schmale Zelle, mit einem Dotterkorn in der Mitte. Durch die ganze Zelle ein Protoplasmatisches Flechtwerk.

4. Kleine Zelle.

5. Gepresster Zellkörper mit zwei kleinen Dotterkugeln von hellem Hof umgeben.

6. Gänzlich fremdartig.

7. Umbestimmt ob zwei Entoblastzellen oder eine, Kern gleichfalls umbestimmbar.

8. Die Dotterkugel am oberen (!) Zellende.

9. Die Entoblastzelle hell, nur Spuren von Protoplasmafäden, unten eine Lunula. Die zwei Dotterkugeln in verschiedenen Höhen des Zellenraumes.

Fig. 4. Entoblastzellen, Keimhaut des Hühnchens. Vor Schluss des Herzens. Hartnack, Obj. Nr. VIII, Ocul. 3 ausgez. Tubus. Pikrinschwefelsäure, Hämatoxylin, Canada. Dazu Dotterkugeln bei derselben Vergrösserung gezeichnet, jedoch von einem anderen Ei.

b. Blutzellen.

d. Dotterkugeln verschiedener Grösse. (Salpetersäure 5: 100, Alcohol, Karmin und Hämatoxylin. — Doppelfärbung, Canada.)

ge. Gefässendothelien. *m.* Poreuten auf der Wanderung.

1—4. Entoblastzellen.

1. 3 und 4. Entoblastzellen mit Protoplasma-Anhang.

1. 2. 3. Ueberall der Kern nachweisbar, aber an verschiedenen Stellen mit und ohne Protoplasmamantel.

2. Zelle mit zwei Dotterkugeln, eine davon eine Kugel, die andere schalenförmig vertieft.

3. Maulbeerform der Dotterkugel.

4. Zelle unten offen.

Fig. 5. Eine *Entoblastzelle von der Keimhaut der Eidechse* mit Anzeichen einer direkten Massenwanderung.

m. Poreuten.

1. 2. 3. 4. Verschiedene Abschnitte eines und desselben Zellenkörpers.

1. Die Massenwanderung des Zellinhaltes.

2. Rissstelle ?

3. Den Kern umgebende dichtere Protoplasmamasse.

4. Der früher, bei schwacher Vergrösserung scheinbar glatte Rand unter der Tauchlinse gesehen.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV

Fig. 1. Omphalocéphale vu par la face ventrale et dans la première phase de son développement. *pr*, prosencéphale; *o*, oreillette; *v*, ventricule; *g*, gouttière ventrale largement ouverte.

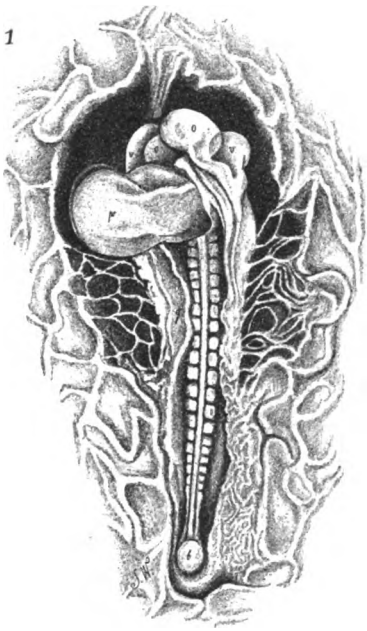
Fig. 2. Omphalocéphale vu par la face dorsale, la tête n'est pas visible. *o*, oreillette; *v*, ventricule; *ot*, otocystes.

Fig. 3. Omphalocéphale de 4 à 5 jours d'incubation, la zone vasculaire est déchirée du côté droit pour laisser voir la tête qui sort dans la région ombilicale; la même figure représente aussi la membrane amniotique qui enveloppe le cœur et se continue sur le reste du corps. *o*, oreillette; *v*, ventricule; *t*, tête; *zv*, zone vasculaire.

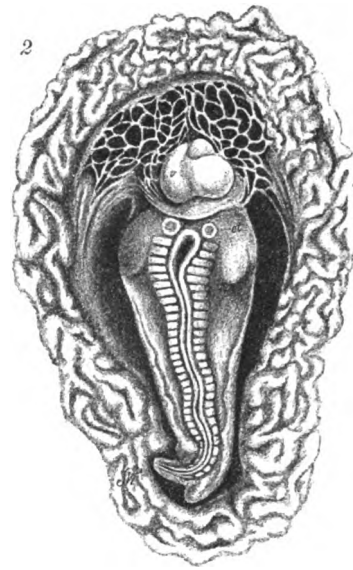
Fig. 4. Schéma de la disposition vasculaire d'un omphalocéphale de 4 à 5 jours, vu par la face ventrale. *o*, oreillette; *v*, ventricule; *a*, aorte; *am d*, artère omphalomésentérique droite; *am g*, artère omphalomésentérique gauche; *J*, tronc commun pour les artères iliaque et allantoïde; *vmg*, veine omphalomésarrhaïque gauche; *vmd*, veine omphalomésarrhaïque droite; *cc*, canal de Cuvier; *sv*, sinus veineux; *vc*, veine cardinale; *av*, tronc commun provenant de la réunion du sinus veineux et du canal de Cuvier.

Digitized by Google

1

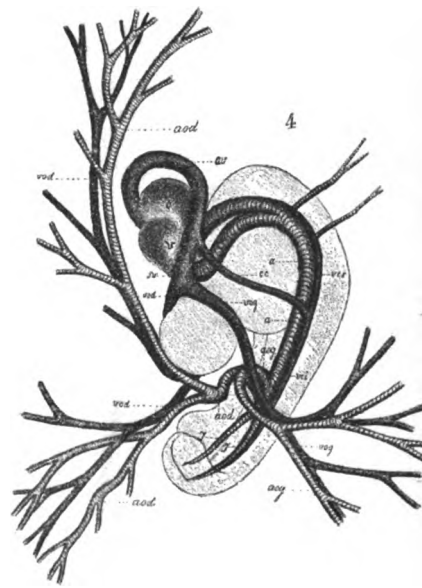


2



3

4



St. Warynski del

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XV

Fig. 5. Coupe transversale d'un omphalocéphale au niveau de la gouttière pharyngienne. *t*, tête avec les otocystes, elle est engagée dans la gouttière pharyngienne, *ph*, qui n'est pas fermée en avant; *m*, tube médullaire; *ch*, corde dorsale; *a*, aorte; *v*, veine cardinale; *c*, cœur.

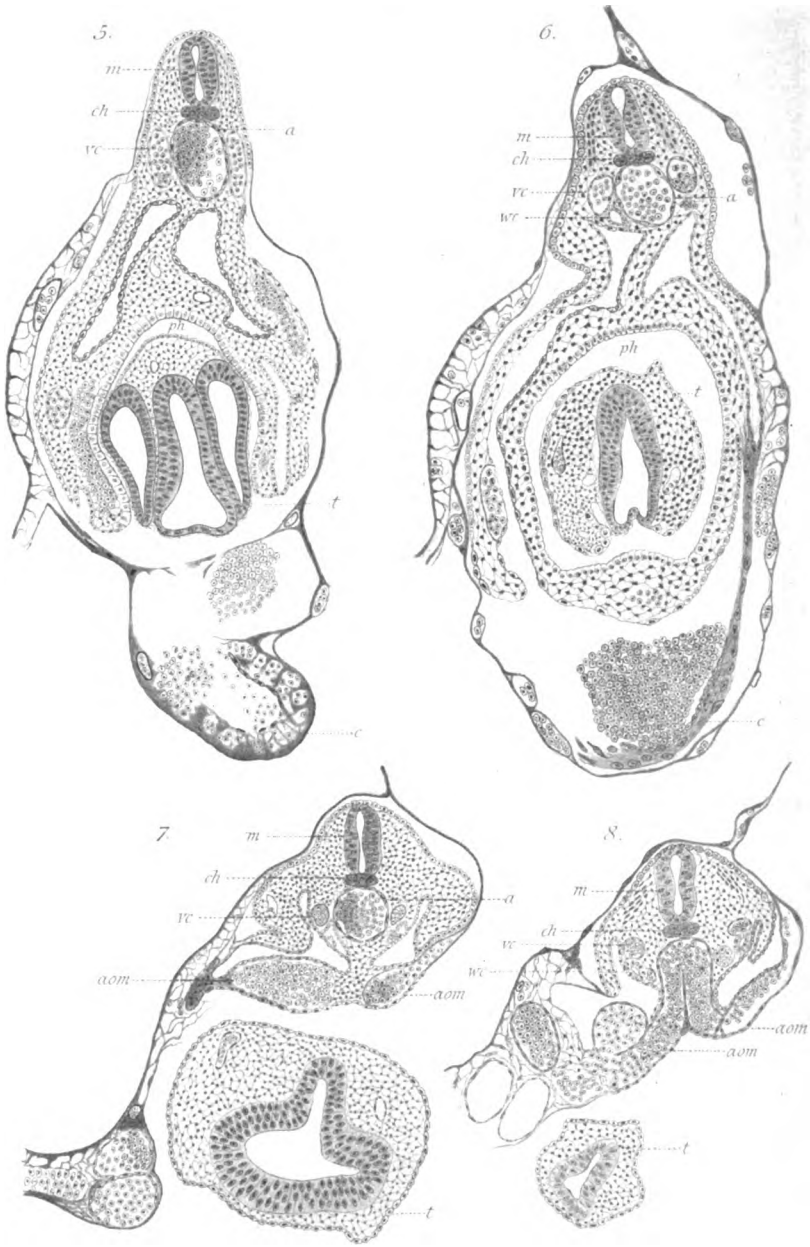
Fig. 6. Coupe transversale du même embryon prise dans une région située plus bas. *t*, tête, est engagée en entier dans le pharynx, *ph*; *m*, tube médullare; *ch*, corde dorsale; *a*, aorte; *v*, veine cardinale; *c*, cœur; *cm*, conduit de Muller.

Fig. 7. Coupe transversale du même embryon faite dans la région ombilicale. *t*, tête fortement élargie et représentant toutes les parties constituant les vésicules céphaliques.

Fig. 8. Coupe transversale du même embryon prise plus bas que la précédente. *aom*, artères omphalomésentériques sortant de l'aorte.

(Dans ces deux dernières figures, les autres parties sont désignées par les mêmes lettres que dans les figures précédentes.)

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVI

Embryon humain de 5mm,6.

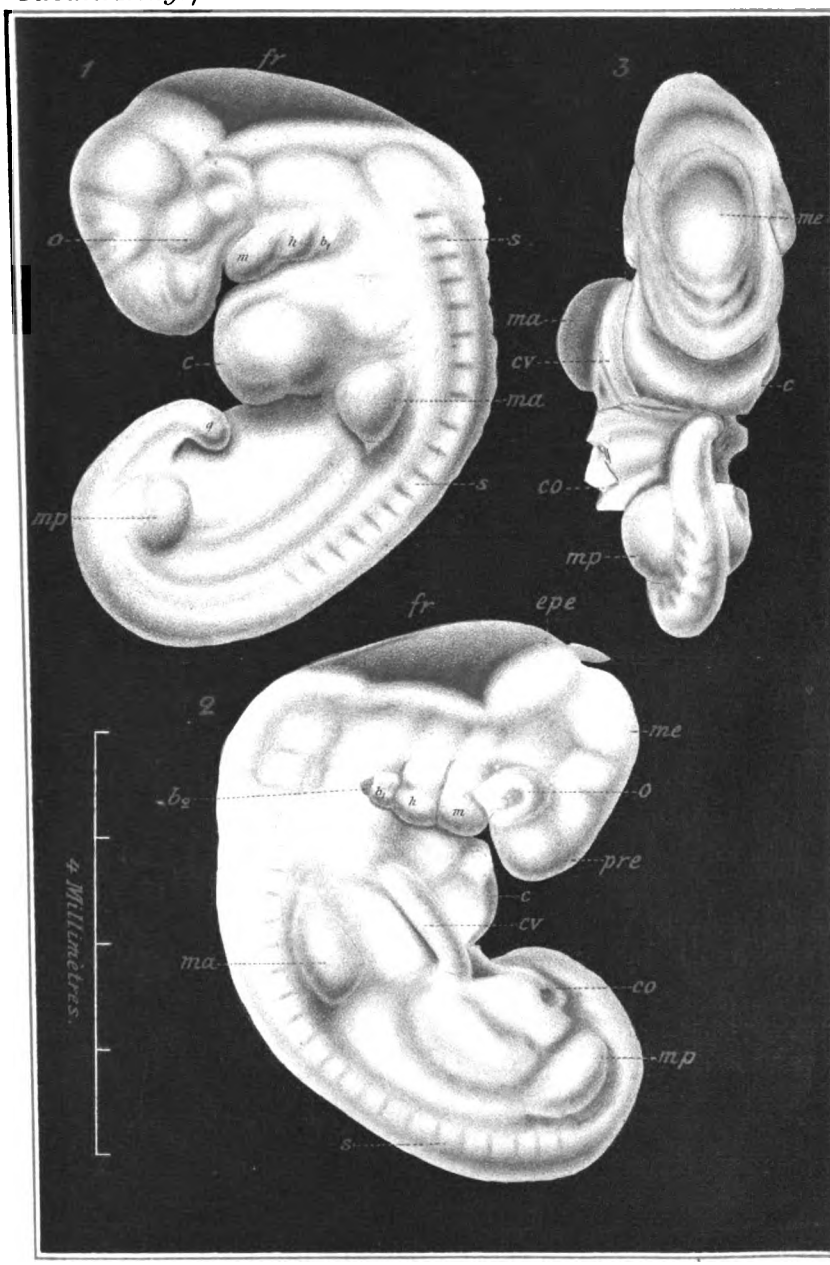
Fig. 1. — L'embryon entier, vu par son côté gauche. Grossi 14 fois.

Fig. 2. — Le même vu par le côté droit. Grossissement 14 diamètres.

Fig. 3. Le même vu par la face ventrale, même grossissement.

pre	le prosencéphale	*s*	les somites ou les myomères.
me	le mésencéphale.	*q*	la queue.
epe	l'épencéphale ou cervelet	*c*	le cœur.
fr	la fosse rhomboïdale.	*co*	le cordon ombilical.
o	l'œil.	*cv*	le canal vitello-intestinal.
m	l'arc maxillaire.	*ma*	le membre antérieur.
h	l'arc hyoïdien.	*mp*	le membre postérieur.
b^1	le premier arc branchial.		
b^2	le second arc branchial.		

Digitized by Google



E. Fol del. Lith. Lorck Klemm u. Weber, Frankfurt M.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVII

Coupes à travers un embryon humain de 5m,6, toutes parallèles au profil de la région cervicale, vues par le côté dorsal de chaque coupe et grossies 14 fois.

La fig. 1 représente la coupe n° 17 de la série, fig. 2 = N° 21, fig. 3 = N° 26. fig. 4 = N° 33, fig. 5 = N° 38, fig. 6 = N° 40, fig. 7 = N° 42, fig. 8 = N° 46, fig. 9 = N° 49, fig. 10 = N° 52, fig. 11 = N° 55, fig. 12 = N° 58, fig. 13 = N° 60, fig. 14 = N° 62, fig. 15 = N° 64, fig. 16 = N° 68.

EXPLICATION DES COULEURS

Bleu = ectoderme.
Vert — entoderme.
Rouge — vaisseaux sanguins.
Violet — système nerveux central.
Jaune — organes excréteurs.
Noir — mésoderme.

EXPLICATION DES LETTRES

LETTRES NOIRES		LETTRES ROUGES	
*b*¹	1er arc branchial.	*aa*	aortes ascendantes.
*b*²	2me arc branchial.	*a*³	3me arc aortique.
ch	chorde dorsale.	*a*⁴	4me arc aortique.
gr	ganglions rachidiens.	*a*⁵	5me arc aortique.
h	arc hyoïdien.	*aci*	artère carotide interne.
ma	membre antérieur.	*ad*	aortes descendantes.
mm	myomères.	*ba*	bulbe aortique.
v	vertèbres.	*fav*	orifice atrio-ventriculaire.

LETTRES BLEUES (veines)		LETTRES VERTES (entoderme)	
c	veine cave.	*2,3,4*	2, 3 et 4me poche branchiale
dcd	conduit de Cuvier de droite.	*ch*	canal cholédoque.
dcs	conduit du Cuvier de gauche.	*f*	foie.
o	oreillette.	*i*	intestin.
shd	sinus hépatique de droite.	*ig*	intestin grêle.
shs	sinus hépatique de gauche.	*œ*	œsophage.
vcp	veine cardinale postérieure.	*pa*	pancréas.
vj	veine jugulaire.	*ph*	pharynx.
vvi	veine vitello-intestinale.	*po*	poumon.
vvid	veine vit.-intest. de droite.	*st*	estomac.
vvis	veine vit.-intest. de gauche.	*tr*	trachée-artère.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XVIII

Coupes à travers un embryon humain de 5mm,6, toutes parallèles au profil de la région cervicale, vues par le côté dorsal de chaque coupe et grossies 14 fois.

La fig. 17 représente la coupe N° 70 de la série, fig. 18 = N° 72, fig. 19 = N° 74, fig. 20 = N° 76, fig. 21 = N° 78, fig. 22 = N° 80, fig. 23 = N° 82, fig. 24 = N° 84, fig. 25 = N° 86, fig. 26 = N° 89, fig. 27 = N° 91, fig. 28 = N° 93, fig. 29 = N° 96, fig. 30 = N° 98.

EXPLICATION DES COULEURS

Bleu = ectoderme.
Vert = entoderme.
Rouge = vaisseaux sanguins.
Violet = système nerveux central.
Jaune = organes excréteurs.
Noir = mésoderme.

EXPLICATION DES LETTRES

LETTRES NOIRES (mésoderme)

ch chorde dorsale.
cv cordon vitello-intest.
h arc hyoïdien.
mi maxillaire inférieur.
mm myomères.
ppp cavité pleuro-péricardo-péritonéale.

LETTRES VERTES (entoderme)

1, 2 1re et 2e poche branchiale.
B la bouche.
ch canal cholédoque.
f foie.
i intestin.
tr glande thyroïde.
vi canal vitello-intestinal.

LETTRES ROUGES (artères)

ad aorte descendante.
avi artère vitello-intestinale.
ba bulbe aortique
oav orifice atrio-ventriculaire.
v ventricule.

LETTRES BLEUES (veines)

o oreillette.
shs sinus hépatique de gauche.
vu veine ombilicale.
vvi veine vitello-intestinale.

LETTRES JAUNES (org. urinaires)

cw canal de Wolf.
rp rein primitif.

LETTRES VIOLETTES (syst. nerv.)

fr fosse rhomboïdale.
msp moelle épinière.
ot otocyste.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIX

Coupes à travers un embryon humain de 5mm,6, toutes parallèles au profil de la région cervicale; vues par le côté dorsal de chaque coupe et grossies 14 fois.

La fig. 36 représente la coupe N° 112 de la série, fig. 37 = N° 114, fig. 38 = N° 117, fig. 39 = N° 119, fig. 40 = N° 121, fig. 41 = N° 124, fig. 42 = N° 127, fig. 43 = N° 129, fig. 44 = N° 132, fig. 45 = N° 135, fig. 46 = N° 139, fig. 47 = N° 142, fig. 48 = N° 147, fig. 49 = N° 151.

EXPLICATION DES COULEURS

Bleu = ectoderme.
Vert = entoderme.
Rouge = vaisseaux sanguins.
Violet = système nerveux central
Jaune = organes excréteurs
Noir = mésoderme.

EXPLICATION DES LETTRES

LETTRES NOIRES (mésoderme)

ch chorde dorsale.
co cordon ombilical.
mm myomères.
mp membre postérieur.
ppp cavité du célome.
q la queue.

LETTRES VERTES (entoderme)

cl cloaque.
hp hypophyse (partie entod.).
i intestin.
ou ouraque.

LETTRES JAUNES

cw canal de Wolf.
rp rein primitif.

LETTRES VIOLETTES (syst. nerv.)

cr coupe rétinienne.
ee entrencéphale.
epe épencéphale.
fr fosse rhomboïdale.
hp hypophyse (partie nerv.).
lo lobes olfactifs.
me mésencéphale.
msp moelle épinière.
pre prosencéphale.

LETTRES BLEUES (veines)

vu veine ombilicale.
vcp veine cave postérieure.

LETTRES ROUGES

ad aorte descendante.
au artères ombilicales.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XX

Anatomie d'un embryon humain, de 5^{mm},6.

Fig. 31, 32, 33, 34 et 35. — Coupes n°s 100, 102, 104, 107 et 109 de la série, vues par le côté dorsal de chaque coupe et grossies 14 fois.

Fig. 49. — Reconstruction par abcisses et ordonnées du tube digestif, des organes urinaires et du système nerveux central. Ce dernier est supposé fendu en longueur suivant le plan médian, de telle façon que le regard plonge dans le canal cérébrospinal. Vu par le côté gauche, grossissement 14 fois.

Fig. 50. — Reconstruction par abcisses et ordonnées du système circulatoire et du système nerveux central, mis à nu, mais non entamé. La position du tube digestif est simplement indiquée. Vu par le côté gauche, grossissement 14 diamètres.

Fig. 51. — Reconstruction par abcisses et ordonnées du système circulatoire, vu par le côté droit, grossissement 14 fois.

Fig. 52. — Reconstruction découpée et recollée des coupes n°s 72 à 77 de la série, vue par la face ventrale et montrant l'entrée de l'enfoncement thyroïdien (*tr.*) et la 2me poche branchiale.

Digitized by Google

EXPLICATION DES COULEURS

Sur les reconstructions par abcisses et ordonnées, l'ectoderme est resté en noir et les veines ont été distinguées des artères par la couleur bleue.

Bleu pr les coupes = ectóderme.
Vert, = entoderme.
Rouge, = vaisseaux sanguins.
Violet, = système nerv. central.
Jaune, = organes urinaires.
Noir, = mésoderme.

EXPLICATION DES LETTRES

LETTRES JAUNES

rp rein primitif.
cw canal de Wolf.

LETTRES NOIRES

ch la chorde dorsale.
mm les myomères.
s incisure de la selle turcique

LETTRES BLEUES

vj veine jugulaire primitive.
vca veine cardinale antérieure
vcp veine cardinale postérieure.
c veines cave infre et hépatiq.
dcs conduit de Cuvier de gauche.
dcd » » de droite.
o oreillette.
vvi veine vitello-intestinale.
vu veines ombilicales.

LETTRES VIOLETTES

pre prosencéphale.
ee entrencéphale.
me mésencéphale.
epe épencéphale.
cr coupe rétinienne.
r rétine.
fr fosse rhomboïdale.
ot otocyste.
msp moelle épinière.

LETTRES VERTES

b la bouche.
tr glande thyroïde.
hy enfoncement hypophysaire de l'entoderme.
1,2,3,4 1re, 2me, 3me et 4me poches branchiales.
po poumons.
œ œsophage.
st estomac.
ch canal cholédoque.
f le foie.
pa pancréas.
ig intestin grêle.
i intestin.
vi canal vitello-intestinal.
cl cloaque.
ou ouraque

LETTRES ROUGES

v ventricule.
ba bulbe aortique.
aa aorte ascendante.
3,4 3me et 4me arcs aortiques.
5 origine du 5e arc aortique.
ci artère carotide interne.
ad aorte descendante.
au artères ombilicales.
avi artère vitello-intestinale.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

ERKLÆRUNG DER TAFEL XXI

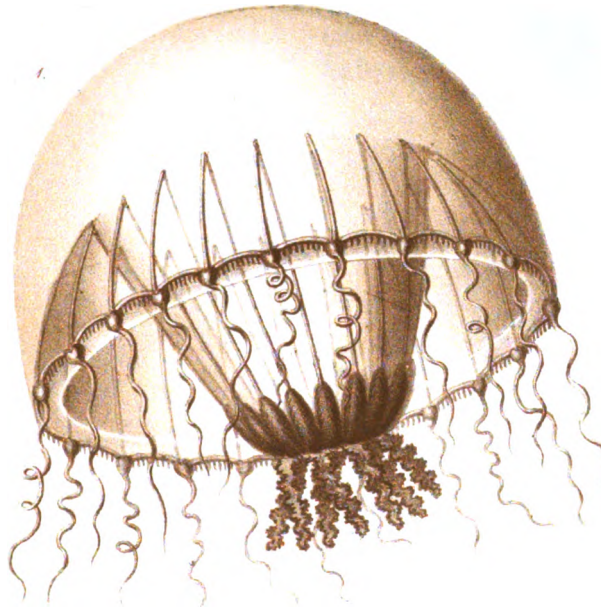
Fig. 1. *Orchistoma agariciforme*, nov. spec. geschlechtsreifes Exemplar. In vierfacher Vergrösserung.

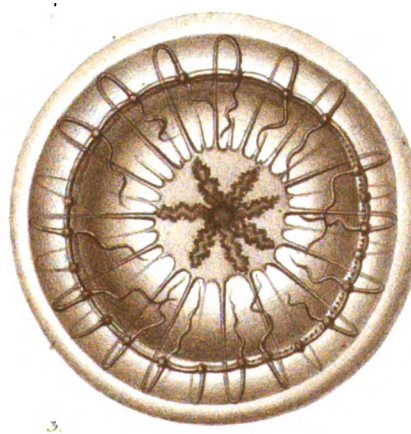
Fig. 2. *Orchistoma agariciforme*, nov. spec. Jugendform. In vierfacher Vergrösserung.

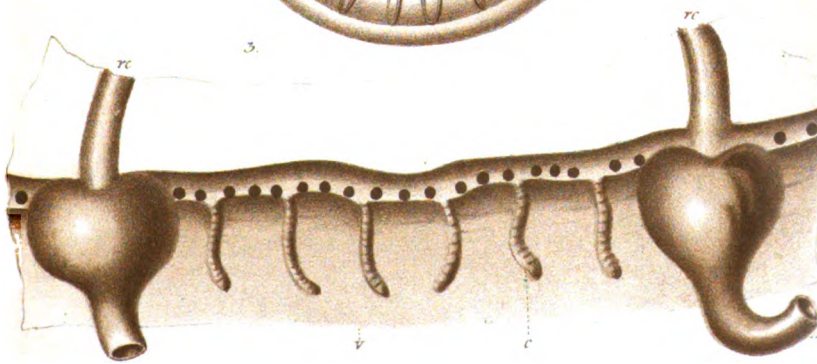
Fig. 3. Ein Stück des Schirmrandes in vierzigfacher Vergrösserung.

rc. Radialcanal.
v. Velum.
t. Tentakel.
c. Cirrus.
o. Ocellen.

Digitized by Google







C. Keller ad nat. del. Lith. Aug. Wörner & Winter Frankfurt.

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXII.

1. — Œuf de *Ciona intestinalis* très jeune, n'ayant pas encore de cellule folliculaire. Dépôt commençant de grains réfringents dans le protoplasme au voisinage de la vésicule germinative. Préparation au perchlorure de fer et au tannin suivant la méthode de Fol. Gross. 745 en diamètre. Monté dans la glycérine.

2. — Œuf un peu plus âgé, sans cellules folliculaires. Mêmes phénomènes qu'en fig. 1. Même préparation. Cellule. Diamètre 3mm03. Nucléus 0mm015. Nucléole 0mm006. Immersion homogène 1/12 de Zeiss. Grossissement 695.

3. — Œuf de *Ciona intestinalis int.* ayant déjà quelques cellules folliculaires, grains réfringents très colorés à la périphérie de la vésicule. Préparation à l'acide chromique 0,5 o/o. Coloration par la safranine. Décoloration à l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745.

4. — Œuf de *Ciona intestinalis*. Traitement par le liquide chromo-aceto-osmique de Flemming. Coloration par l'éosine. Décoloration par l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Diamètre 0,048. Nucléus 0,025; nucléole 0,012. Grossissement 745.

5. — Œuf du même animal. Même traitement. Mêmes dimensions. Gros corpuscule de 0mm009 de diamètre.

6. — Œuf de *Ciona intestinalis*. Alcool, carmin aluné, décoloration dans l'alcool. Coupe montée dans le baume de Canada. Immersion homogène 1/12 de Zeiss. Grossissement 695.

7. — Œuf du même animal. Même préparation. Même grossissement. Corpuscule pédonculé.

8. — Vésicule germinative dessinée avec le protoplasme qui l'entoure pendant la période de formation des corpuscules vitellins. Traitement à l'acide acétique 5 o/o, puis par l'alcool. Carmin de Beale. Glycérine. Dissociation. Grossissemsnt 745 en diamètre.

9. — Vésicule germinative d'un œuf jeune de *Ciona*, isolée avec une portion de protoplasme par la pression du couvre-objet. Préparation au liquide de Flemming. Coloration par le carmin de Beale. Immersion homogène 1/12 de Zeiss. Ocul. 3.

10. — Vésicule germinative d'un œuf jeune de Ciona dessinée seule. Corpuscule paraissant avoir subi une division, avec zone claire de protoplasme.
Préparation au perchlorure de fer suivant la méthode de Fol. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745 en diamètre.

11. — Œuf *jeune de Ciona intestinalis* avec deux corpuscules dont l'un est ovalaire et sans nucléole, et dont l'autre ressemble à une invagination et contient un nucléole. Traitement par le liquide de Flemming. Coloration au carmin de Beale. Dissociation. Immersion homogène 1/12 de Zeiss : ocul. 3. Grossissement 695.

Digitized by Google

12. — Œuf jeune du même animal et de la même préparation. Corpuscule ayant la forme d'une extroflexion pédiculée. Autres corpuscules plus petits.

13. — Portion centrale d'un œuf jeune de *Ciona intestinalis*, avec agglomération de grains chromatinés du vitellus, et zone claire rayonnante. Traitement par l'alcool absolu, le carmin aluné. Coupes montées dans le baume de Canada. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Grossissement 695.

14. — Œuf jeune de *Ciona intestinalis*. Traitement par l'acide acétique à 5 % puis par l'alcool. Coloration par le carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Ocul. 3. Grossissement 695.

15. — Œuf jeune du même animal ; vésicule germinative dessinée très grosse de manière à montrer la constitution de sa paroi et trois corpuscules en voie de formation.

Traitement par l'acide acétique à 5 %, puis par l'alcool, et coloration par le carmin de Beale. Décoloration dans la glycérine. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Ocul. 4. Grossissement 950.

16. — Vésicule germinative d'un œuf jeune du même animal avec corpuscule en voie de formation par aggrégation. Même traitement. Même grossissement. Dissociation.

17. — Ovule de *Ciona intestinalis*, possédant déjà un nombre considérable de cellules folliculaires. Grand corpuscule vitellin se formant par agrégation. A la surface de la vésicule un certain nombre de masses dont quelques-unes pourraient bien représenter les rudiments des premières cellules granuleuses ou du testa. Alcool absolu, carmin aluné avec décoloration, coupes, baume de Canada. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Oc. 3. Grossissement 695. Ovule diamètre $0^{mm}1$. Vésicule germinative $0^{mm}05$. Tache germinative $0^{mm}012$. Corpuscule vitellin $0^{mm}018$.

18. — Ovule du même animal. Même préparation, même grossissement.

19. — Ovule de *Ciona*, avec corpuscule en voie de formation par agrégation et concentration. Alcool absolu. Carmin aluné avec décoloration. Coupes dans le baume de Canada. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Oc. 4. Grossissement diamètre 950. Ovule $0^{mm}06$. Vésicule germinative 0,03. Nucléole 0,01.

20. — Ovule du même animal, montrant un cas exceptionnel d'épaississement de la paroi de la vésicule, produit probablement par l'agrégation de grains contenus dans le vitellus ou par excitation résultant du voisinage du corpuscule. Même préparation, même grosssissement.

21. — Ovules du même animal. Même préparation. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPICATION DE LA PLANCHE XXIII.

22. — Ovule jeune de *Ciona intestinalis*. Acide chromique 0,5 %. Coloration par la safranine. Décoloration par l'alcool absolu. Coupe dans le baume de Canada. Grossissement en diamètre 745.

23. — Ovule du même animal. Corpuscule se formant par condensation et agrégation; n'ayant pas de nucléole ou grain chromatiné plus réfringent. Même préparation. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Oc. 3.

24. — Portion d'ovule de *Ciona intestinalis* avec deux corpuscules en voie de formation par agrégation de grains chromatinés provenant du protoplasme. Acide acétique à 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin de Beale. Dissociation. Grossissement en diamètre 745.

25. — Ovule jeune du même animal. Même préparation, même grossissement.

25 *bis*. — Ovule de *Ciona intestinalis*. Acide acétique 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745.

26. — Ovule jeune de *Ciona intestinalis*. Corpuscules avec nucléole réfringent. Acide chromique, 0,5 %. Eosine. Décoloration par l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745. Ovule $0^{mm},064$. Vésicule germinative $0^{mm},032$. Nucléole 0,01.

27. — Ovule jeune de *Ciona intestinalis*. Corpuscules sans nucléole. En *a*, apparence de bouton de chemise, mais *sans tige* entre les deux têtes. Liquide chromo-acéto-osmique de Flemming. Carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Oc. 3. Grossissement linéaire 695. Ovule, diamètre 0,060.

28. — Ovule jeune du même animal. Même préparation, même grossissement.

29. — Ovule jeune de $0^{mm}05$ de diamètre. Nucléoles aplatis dont l'un semble avoir un petit corpuscule externe formant un bouton de chemise, mais la paroi de la vésicule les sépare entièrement. Préparation au perchlorure de fer et au tannin. Dissociation dans la glycérine. Grossissement linéaire 745.

30. — Ovule de *Ciona intestinalis*. Liquide de Flemming. Carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Immersion homogène de Zeiss. Oc. 3. Grossissement 695.

31. — Ovule du même animal. Même préparation, même grossissement. Apparences d'évagination.

32. — Ovule de *Ciona intestinalis*. Diamètre $0^{mm}04$. Apparence de bouton de chemise. Striation rayonnante d'une partie du protoplasme. Liquide de Flemming. Coloration à l'éosine avec décoloration à l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Grossissement linéaire 745.

33. — Ovule de *Diazona violacea*. Protoplasme peu abondant, très chromatiné; corpuscules multiples naissant autour de la vésicule germinative, et masqués par les granulations colorées du protoplasme. Acide acétique 5 % puis alcool. Coloration par le carmin boraté. Décoloration par la méthode de Grenacher. Coupes dans le baume de Canada. Diamètre $0^{mm}03$. Immersion homogène $^1/_{12}$. Oc. 3. Grossissement 695.

34. — Ovule de *Ciona intestinalis* de $0^{mm}09$. Alcool absolu. Carmin aluné acétique. Coupes dans le baume de Canada. Couche folliculaire aplatie. Commencement de production autour de la vésicule des cellules granuleuses. Des œufs voisins et de même dimen-

Digitized by Google

sion ont déjà éliminé leur couche granuleuse. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Oc. 3. Grossissement 695.

35. — Ovule du même animal. Même préparation, même grossissement. Dimensions à peu près semblables. Deux cellules granuleuses.

36. — Ovule de *Ciona intestinalis* de 0mm09 de diamètre. Liquide chromo-acétique de Flemming. Carmin boraté, avec décoloration par la méthode de Grenacher. Coupe dans le baume. Cet ovule touche à la zone des ovules chez lesquels la couche granuleuse est bien formée. Quelques cellules granuleuses se formant au voisinage de la vésicule germinative.

37. — Ovule de *Ciona intestinalis* déjà gros, de 0mm2 de diamètre, pris dans l'ovaire. Alcool absolu. Coloration par le carmin aluné acétique. Coupe très mince dans le baume de Canada. Vitellus aussi coloré que la vésicule germinative. Cellules granuleuses se formant en grand nombre au voisinage de la vésicule. Immersion homogène $^1/_{12}$ de Zeiss. Oc. 3.

38. — Ovule de *Ciona* plus avancé que le précédent. Quelques cellules granuleuses sont déjà à la périphérie. Vésicule germinative flétrie, décolorée et près de disparaître. Vitellus plus coloré que la vésicule. Acide chromique 0,5 %. Coloration par l'éosine avec décoloration par l'alcool absolu. Coupe fine montée dans le baume de Canada. Grossissement 745.

39. — Ovule de *Diazona violacea* montrant l'origine centrale et les transformations progressives des cellules granuleuses. Acide acétique 5 %. Carmin boraté. Décoloration par la méthode de Grenacher. Coupe fine dans le baume de Canada. Grossissement 745.

40. — Une cellule granuleuse du même animal transformée en globules albumineux, hyalins, réfringents, incolores, séparés par un réseau simple de grains de chromatine. Même préparation, même grossissement.

41. — Portion de la périphérie d'un ovule déjà gros de *Diazona violacea*. Cellules folliculaires sclérosées. Trois cellules granuleuses avec réseau de chromatine plus compliqué qu'en fig. 40. État plus avancé. Liquide chromo-acéto-osmique de Flemming. Carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745.

42. — Cellule granuleuse du même pour mieux montrer la constitution du réseau de chromatine. Même préparation. Grossissement 1010.

43. — Deux cellules granuleuses du même animal dans une période plus avancée, ayant acquis la forme spumeuse. Le réseau de grains chromatinés diminue et est moins coloré. Acide acétique 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin boraté et décoloré par la méthode de Grenacher. Alcool absolu. Coupe fine dans le baume de Canada. Grossissement 1010.

44. — Cellule folliculaire de *Ciona intestinalis* avec son réseau qui lui donne la structure spumeuse. Perchlorure de fer et tannin. Glycérine. Grossissement 745.

45. — Partie centrale de la cellule précédente pour montrer les relations du réseau avec le noyau de la cellule qui semble en être le point de départ. Grains chromatinés très petits dans le réseau. Grossissement 1350.

46. — Cellules granuleuses de *Phallusia mamillata*. Acide acétique 5 %. Coloration par la safranine, avec décoloration par l'alcool absolu. Les plus petites forment une masse globuleuse assez colorée renfermant des grains réfringents très colorés. Les plus grosses semblent s'entourer d'une couche mince de protoplasme incolore.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIV

Fig. 1. Coupe de la paroi de l'intestin, prise à la surface latérale d'un pli transversal. Entre les villosités, coupées dans toute leur longueur on voit en *a*, des fragments de « cônes apicaux » des villosités voisines, que l'inclusion (dans la celloïdine) a maintenus en position. *m* couche longitudinale, *m'* couche circulaire de la musculaire propre de la muqueuse, *s* partie sécrétante de glandes de Lieberkühn. * *Globidium*. Hartnack 1. Oc. 2. Camera. Préparation au baume de Canada et colorée par le carmin à l'alun.

Fig. 2. Globidium; la cavité remplie de sphères brillantes; prolongement de la capsule (*) sur le pôle opposé au corps accessoire. Picrocarmin. Baume de Canada.

Fig. 3. Groupement des sphères brillantes à la périphérie de la capsule. — Prolongement (*) du côté du corps accessoire. Carmin à l'alun, Glycérine.

Fig. 4. Formation d'une capsule interne, brillante, à orifice en forme de mycrophyle (o).
* Petite vésicule dans la capsule. ** Corpuscule nucléiforme de la capsule interne. Non colorée. Glycérine.

Fig. 5. Transformation du contenu de la capsule en une masse granuleuse. Baume. Picrocarmin.
(*Fig. 2-5.* Hartnack 8. Oc. 2. tube rentré.)

Fig. 6. Vacuoles dans le contenu de la capsule. Carmin à l'alun. Baume, Hartn. 7. Oc. 2. Chambre claire.

Fig. 7. Suite de la formation des vacuoles; striation radiaire de leur bord. Baume. Carmin à l'alun. Hartn. 8. Oc. 2. Chambre claire.

Fig. 8. Niche avec microphyle *mp* dans la paroi de la capsule. Ébauches de cellules dans le kyste. Picrocarmin. Glycérine. Contours dessinés avec Seibert V, oc. 1, détails avec Seibert $^1/_{12}$; immersion à huile.

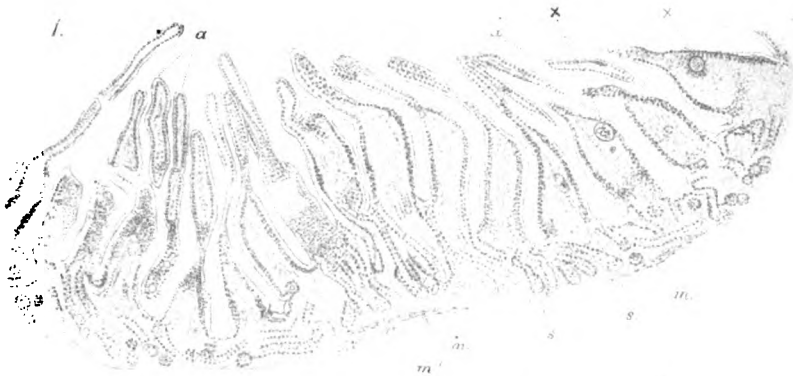
Fig. 9. Capsule sans corps accessoire, à contenu granuleux, riche en vacuoles. Près de * corpuscule nucléiforme, dans le voisinage d'un prolongement de la capsule. Glycérine, carmin à l'alun. Hartn. 8, oct. 2.

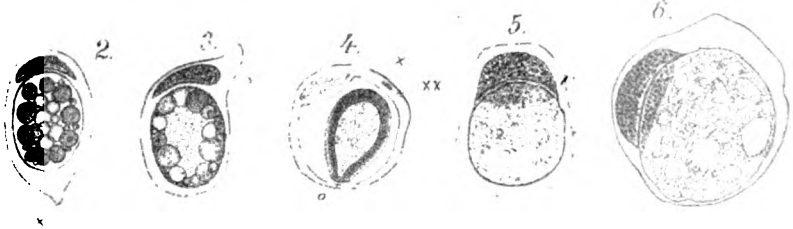
Fig. 10. Amas de cellules autour d'un Globidium. Celui-ci présente une capsule remplie de sphères et sans corps accessoire. Picrocarmin, baume. Seibert V. Oc. O. Chambre claire.

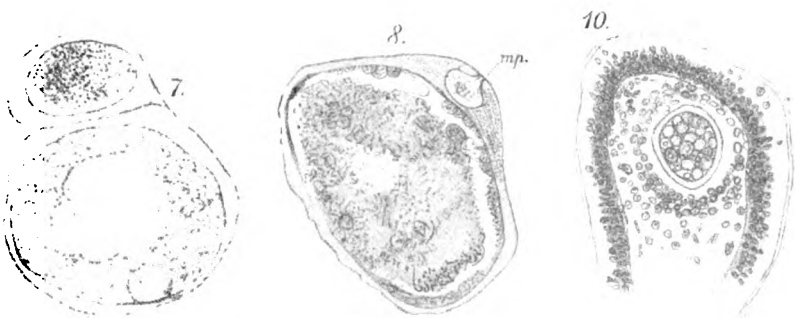
Fig. 11. Villosité avec trois Globidiums. Carmin à l'alun, baume. Hartn. 4. Oc. 2.

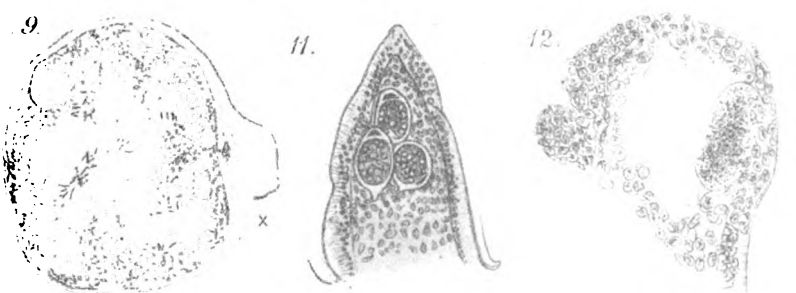
Fig. 12. Extrémité libre d'une villosité. En * masse protoplasmique avec capsule délicate. Picrocarmin, baume. Hartn. 8. Oc. 2.

Digitized by Google









Flesch del. Lith. Lips.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPICATION DE LA PLANCHE XXV

Fig. 1. Rataire mesurant 0,7mm. *o* = Ouverture du pneumatophore. *cl* = Crête larvaire.

Fig. 2. Rataire mesurant 4mm. *cl* = Crête larvaire.

Fig. 3. Rataire mesurant 10mm. *cl* = Crête larvaire.

Fig. 4. Coupe transversale de l'organe central d'une Vélelle adulte. Leitz Oc. I obj. 3. Cam. Abbe. Figure réduite de moitié. *In* = Couche cellulaire qui tapisse le pneumatophore. *Li* = Lamelle anhiste interne. *Le* = Lamelle anhiste externe. *Cs* = Canaux de revêtement de l'organe central. *g* = Gaine de ces canaux. *Ci* = Canaux inférieurs. *Csi* = Canaux supérieurs se réunissant aux canaux inférieurs. *Cb* = Masse composé de cnidoblastes. *Ect* = Ectoderme. *Gc* = Gastérozoïde central.

Fig. 5. Portion d'une coupe transversale de Vélelle adulte montrant la structure et la disposition des canaux supérieurs. Leitz oc. I, obj. 5. cam. Abbe.
Pc = Pneumatocyste. *S* = Petites cellules rondes des canaux de revêtement. *R* = Grosses cellules des canaux supérieurs. *P* = Corpuscules foncés de ces canaux. Les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

Fig. 6. Extrémité de l'organe central d'une Vélelle adulte et système vasculaire de la partie adjacente du plancher.
f = Organe central (*foie* des auteurs). *h* = Gros canaux partant du foie pour se rendre dans le plancher. *cp* = Canaux du plancher.

Fig. 7. Portion d'une coupe transversale de Vélelle adulte montrant un des canaux supérieurs (un de ceux qui ne forment pas le revêtement) de l'organe central. Leitz Oc. I, obj. 7, cam. Abbe.
C = Lumière de ce canal, *Rm* = Grosses cellules fusionnées entre elles. Les autres lettres ont la même signification que celles de la fig. 5.

Fig. 8. Portion d'une coupe à travers l'organe central d'une Vélelle adulte montrant une des ouvertures de la lamelle anhiste externe. Leitz Oc. I, obj. 5, cam. Abbe.
O = Ouverture de la lamelle anhiste externe. *Ny* = Nématocyste. Les autres lettres ont la même signification que celles de la fig. 4.

Fig. 9. Cnidoblaste arrivé à l'état de maturité. Im. homog. 1/12. Zeiss.
n = Noyau du cnidoblaste. *Ag* = Accumulations granuleuses dans le protoplasme. *Ev* = Enveloppe extérieure du nématocyste. *ny* = Nématocyste.

Digitized by Google

Rec

P

ny

En

Ul

in

M. bed

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXVI

Fig. 1. Rataire mesurant 12mm. *Cl* = Crête larvaire.

Fig. 2. Portion d'un canal du limbe d'une Vélelle adulte, Leitz oc. I, obj. 5, cam. Abbe.
Prc = Prolongement cellulaire de la paroi du canal.
cg = Cellule étoilée de tissu conjonctif.

Fig. 3. Portion du système vasculaire du plancher d'une Vélelle adulte. Leitz gross. 39 diam., cam. Abbe.
Cp = Canaux du plancher. *Clg* = Canaux du plancher modifiés.

Fig. 4. Une partie du limbe et du pneumatophore d'un Rataire très jeune. Leitz oc. I, obj. 3, cam. Oberh.
b = Canaux du pneumatophore. *a* = Canaux du limbe. *f* = Leurs embouchures dans le canal marginal. *g* = Embouchure d'un canal non bifurqué. *e* = Canal marginal. *P* = Parois foncées des canaux du limbe. *K* = Poches glandulaires du limbe.

Fig. 5. Canaux du limbe d'un Rataire un peu plus âgé. Leitz. oc. I, obj. 3, cam. Abbe.
c = Bifurcation des canaux. *Prc* = Prolongements cellulaires de leurs parois. Les autres lettres ont la même signification que celles de la figure précédente.

Fig. 6. Figure à demi schématique représentant les canaux du limbe d'un Rataire plus âgé.
c = cœcums arborescents de ces canaux. Les autres lettres ont la même signification que celles des figures précédentes.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXVII

DESSINS D'EMBRYONS DE LÉZARDS

Fig. 1. Embryon correspondant au stade IV.
Fig. 2. Embryon correspondant au stade VI.
Fig. 3. Embryon correspondant au stade IX.
Fig. 4. Embryon correspondant au stade X.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXVIII

Fig. 1. Reconstruction d'un embryon de $3^{mm},6$ de longueur, correspondant au stade IV.

Fig. 2. Reconstruction d'un embryon de $5^{mm},9$ de longueur, correspondant au stade VI.

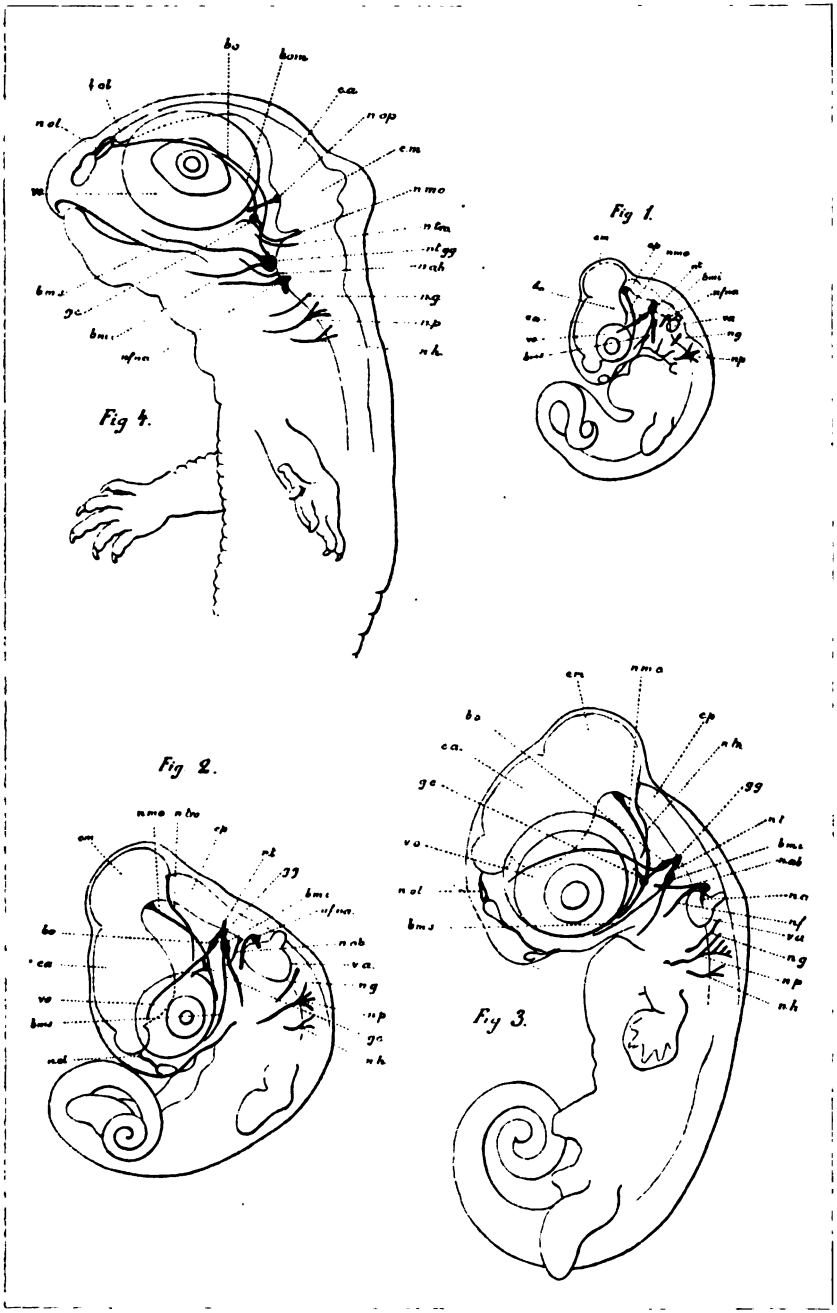
Fig. 3. Reconstruction d'un embryon de $9^{mm},5$ de longueur, correspondant au stade IX.

Fig. 4. Reconstruction d'un embryon de $27^{mm},5$ de longueur, correspondant au stade X.

EXPLICATION DES LETTRES

v.o. vésicule optique.
c.a. cerveau antérieur.
c.m. cerveau moyen.
c.p. cerveau postérieur.
n.m.o. nerf moteur oculaire.
n.t. nerf trijumeau.
b.o. branche ophtalmique du trijumeau. Elle part du ganglion de Gasser *g.g.*
b.m.i. branche maxillaire inférieure du trijumeau. Elle part aussi du ganglion de Gasser *g.g.*
b.m.s. branche maxillaire supérieure du trijumeau.
n.f. et *n.a.* nerf facial et nerf auditif.
v.a. vésicule auditive.
n.g. nerf glosso-pharyngien.
n.h. nerf hypoglosse.
g.c. ganglion ciliaire du nerf moteur oculaire; ce ganglion reçoit un petit rameau de la branche ophtalmique du trijumeau.
n.tro. nerf trochléaire.
n.ol. nerf olfactif.
l.ol. lobes olfactifs.
n.op. nerf optique.
b.o.m. branche ophtalmique du nerf moteur oculaire.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXIX

DESSINS DE COUPES

Fig. 1 et fig. 2. Coupes menées parallèlement à la face dorsale d'un embryon correspondant au stade IV, et montrant les replis médullaires.

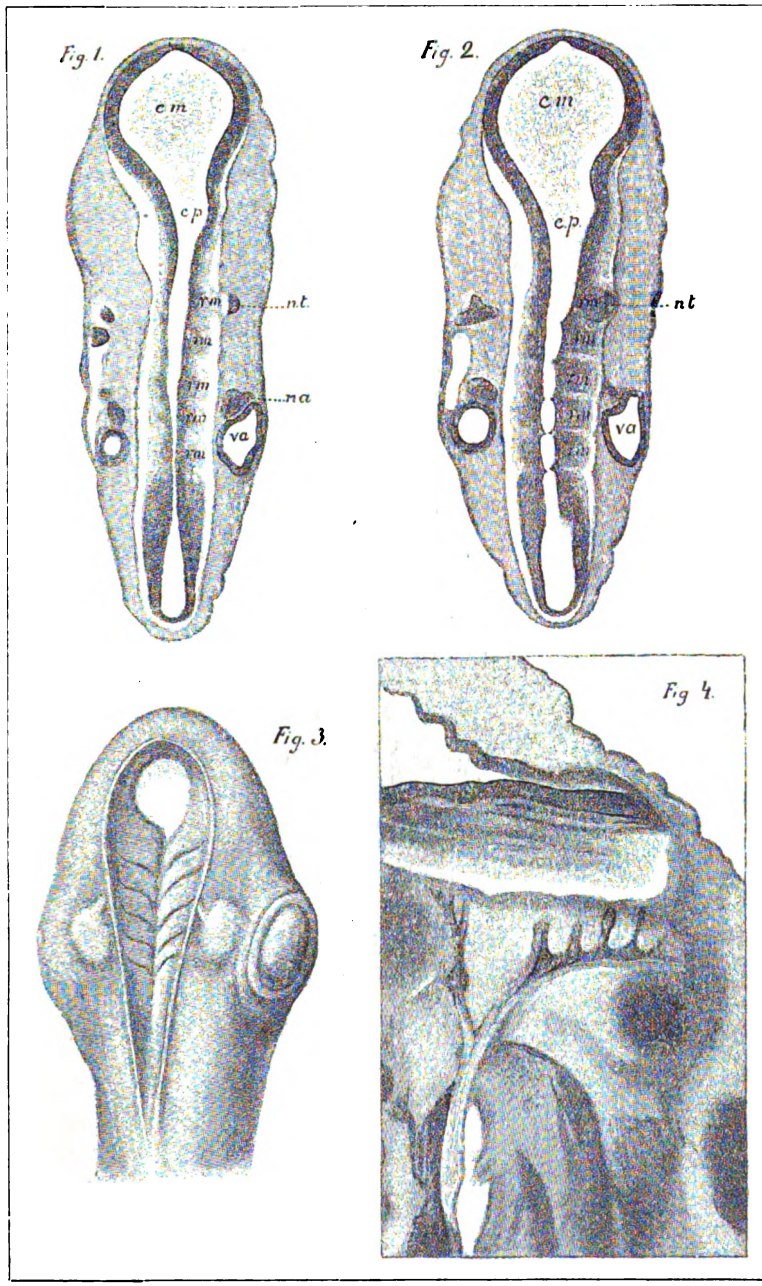
Fig. 3. Tête d'un embryon correspondant au stade IV vue par la face dorsale pour montrer la disposition des replis médullaires. De chaque côté de ces replis se voit la vésicule auditive.

Fig. 4. Coupe d'un embryon correspondant à un stade un peu plus avancé que le VI et montrant les 8 racines du vague se rattachant à la moelle allongée.

EXPLICATION DES LETTRES

c.m. cerveau moyen.
c.p. cerveau postérieur.
r.m. les cinq paires de replis médullaires.
n.t. nerf trijumeau.
n.a. nerf auditif.
v.a. vésicule auditive.
v.o. vésicule optique.
n.p. nerf vague ou pneumogastrique.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXX.

DESSINS DE COUPES

Fig. 1, Fig. 2 et Fig. 3. Coupes destinées à montrer la disposition de quelques nerfs crâniens.

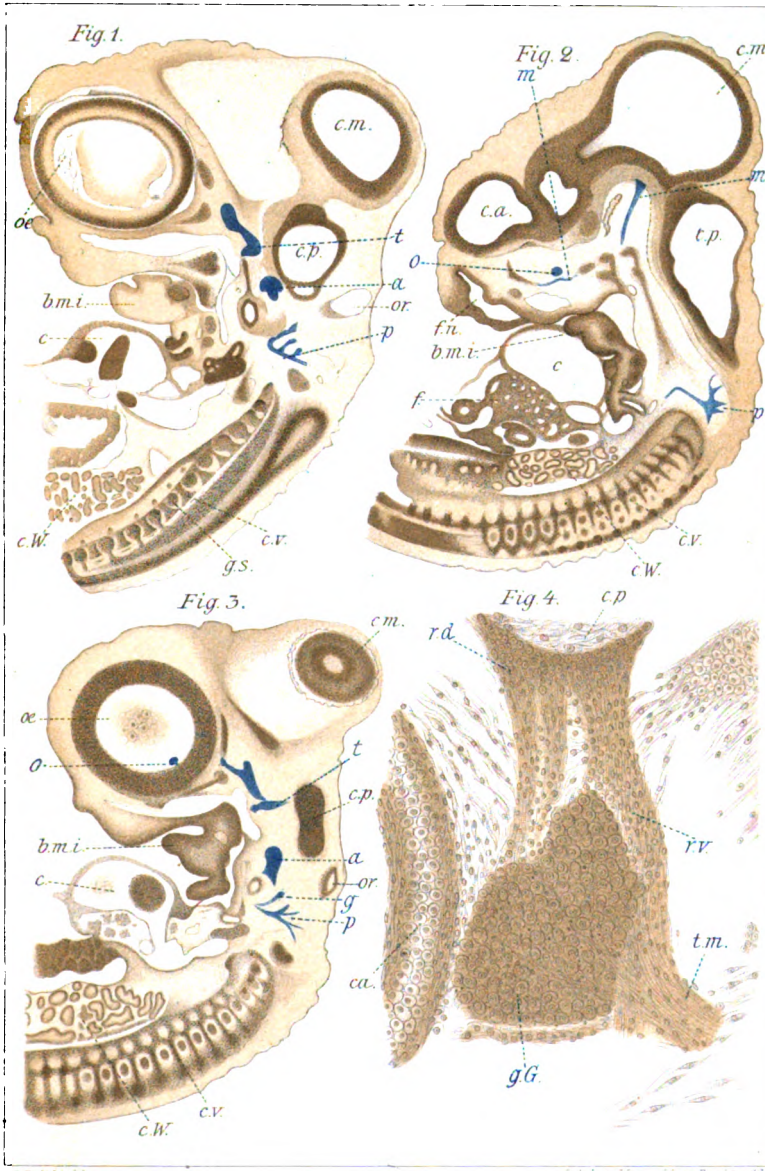
Fig. 2. Coupe d'un embryon correspondant au stade VI, les figures 1 et 3 sont des coupes d'embryon correspondant à des stades intermédiaires entre le VI et le IX.

Fig. 4. Coupe d'un embryon correspondant au stade X et destinée à montrer les 2 racines du trijumeau.

EXPLICATION DES LETTRES

c.m. cerveau moyen.
c.a. cerveau antérieur.
c.p. cerveau postérieur.
m. nerf moteur oculaire.
o. nerf optique.
t. nerf trijumeau avec ses deux branches, la branche ophtalmique et la branche mandibulaire.
t.m. branche maxillaire inférieure du trijumeau.
g.G. ganglion de Gasser.
r.v. racine ventrale.
r.d. racine dorsale.
a. ganglion commun du facial et de l'auditif.
p. nerf pneumogastrique.
œ. œil.
f.n. fosses nasales.
c. cœur.
f. foie.
b.m.i. bourgeon maxillaire inférieur.
v.a. vésicule auditive.
c.v. colonne vertébrale.
c.W. corps de Wolff.
g.s. ganglions spinaux.
ca. cartilage entourant la vésicule auditive.
g. nerf glossopharyngien.

Digitized by Google



S. Baldi del. Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

Digitized by Google

Digitized by Google

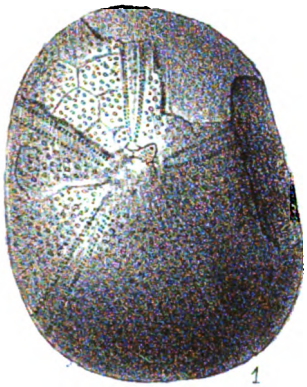
Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXI

Fig. 1, 1 a. Gymnodiadema Choffati, P. DE LORIOL, de grandeur naturelle, individu un peu déformé accidentellement; *fig. 1 b*, plaque coronale du même individu, avec la portion correspondante de l'aire ambulacraire grossie; *fig. 1 c*, fragment d'une aire ambulacraire grossie, avec les zones porifères; on ne voit pas les sutures des plaques dans ces dernières; *fig. 1 d*, fragment grossi de la face inférieure d'une aire interambulacraire et d'une aire ambulacraire, aux abords du péristome, dont le contour est inconnu; *fig. 1 e*, tubercule de la face inférieure très grossi; *fig. 1 f*, plaque de l'aire ambulacraire avec une paire de pores, grossie.

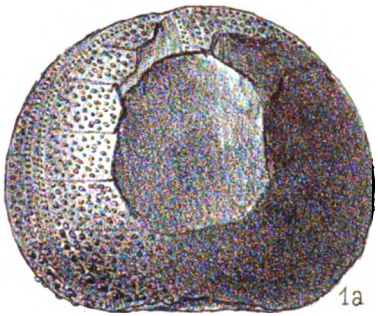
Fig. 2, 2 a, 2 b. Codiopsis lusitanicus, P. DE LORIOL, de grandeur naturelle; *fig. 2 c*, aire ambulacraire du même individu, à la face inférieure, grossie; *fig. 2 d*, aire interambulacraire à la face inférieure, grossie; *fig. 2 e*, plaque madréporiforme avec deux plaques ocellaires, grossies; les autres plaques de l'appareil apical sont tout à fait indistinctes et usées; *fig. 2 f*, mamelon radioliforme. grossi; *fig. 2 g*, le même vu en dessus.

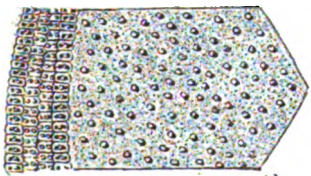
Digitized by Google

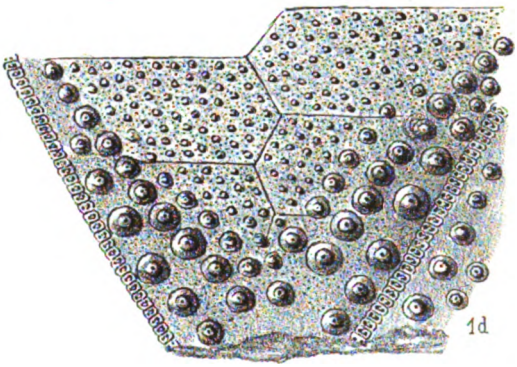

1

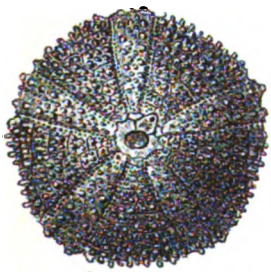
1f

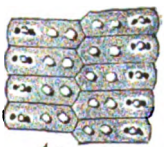
1e

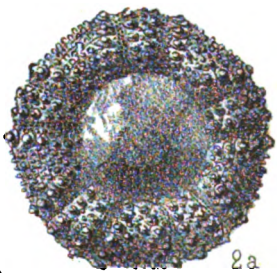

1a


1b


1d


2

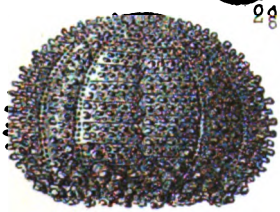

1c


2a

2f

2e

2g


2b

2d

2c

A. Lunel, lith. *Imp. Jules Rey Genève.*

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

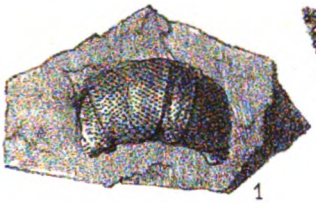
EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXII

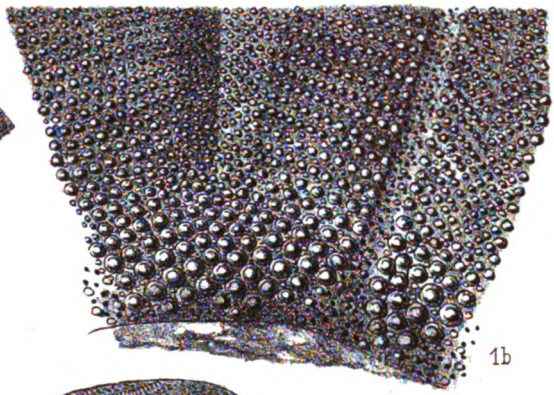
Fig. 1. Polycyphus Ribeiroi, P. DE LORIOL, exemplaire en partie pris dans la gangue, de grandeur naturelle; *fig. 1 a*, le même vu en dessous; *fig. 1 b*, fragment du même grossi cinq fois.

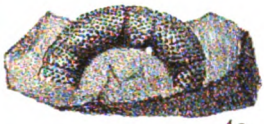
Fig. 2, 2 a, 2 b, 2 c. Botriopygus Torcapeli, P. DE LORIOL, de grandeur naturelle; *fig. 2 d*, ambulacres du même individu grossis.

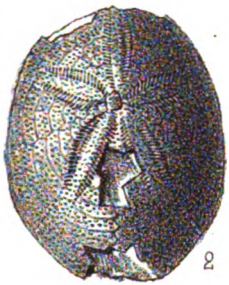
Fig. 3, 3 a, 3 b, 3 c. Botriopygus lussanensis, P. de Loriol, de grandeur naturelle; *fig. 3 d*, ambulacres du même, grossis; *fig. 3 e*, péristome du même, grossi.

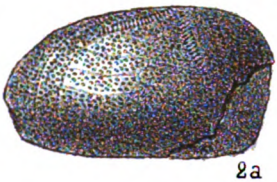
Digitized by Google

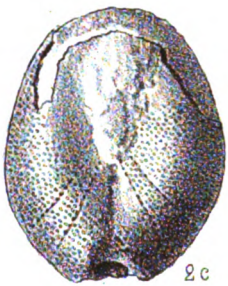


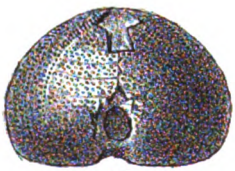


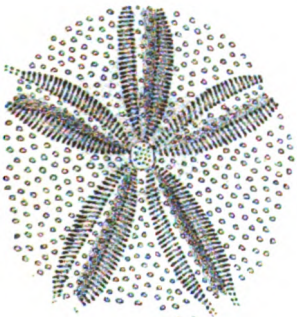


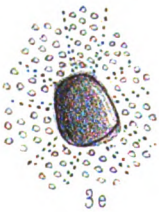


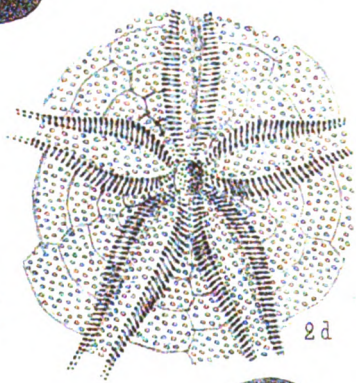


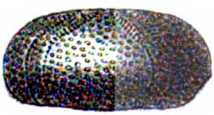


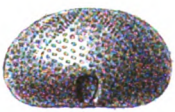


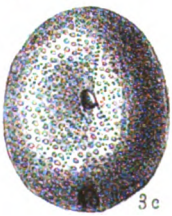












A. Lunel, lith. Imp. Jules Rey. Genève.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXIII

Fig. 1, 1 a, 1 b. Heterodiadema ouremense P. DE LORIOL, grand exemplaire, de grandeur naturelle. Ses dimensions proportionnelles sont celles de la majorité des individus; *fig. 1 c*, plaque coronale d'une aire ambulacraire, laissant voir les sutures, grossie; *fig. 1 d*, tubercule du même, grossi.

Fig. 2. Aire ambulacraire et zones porifères d'un autre individu grossies.

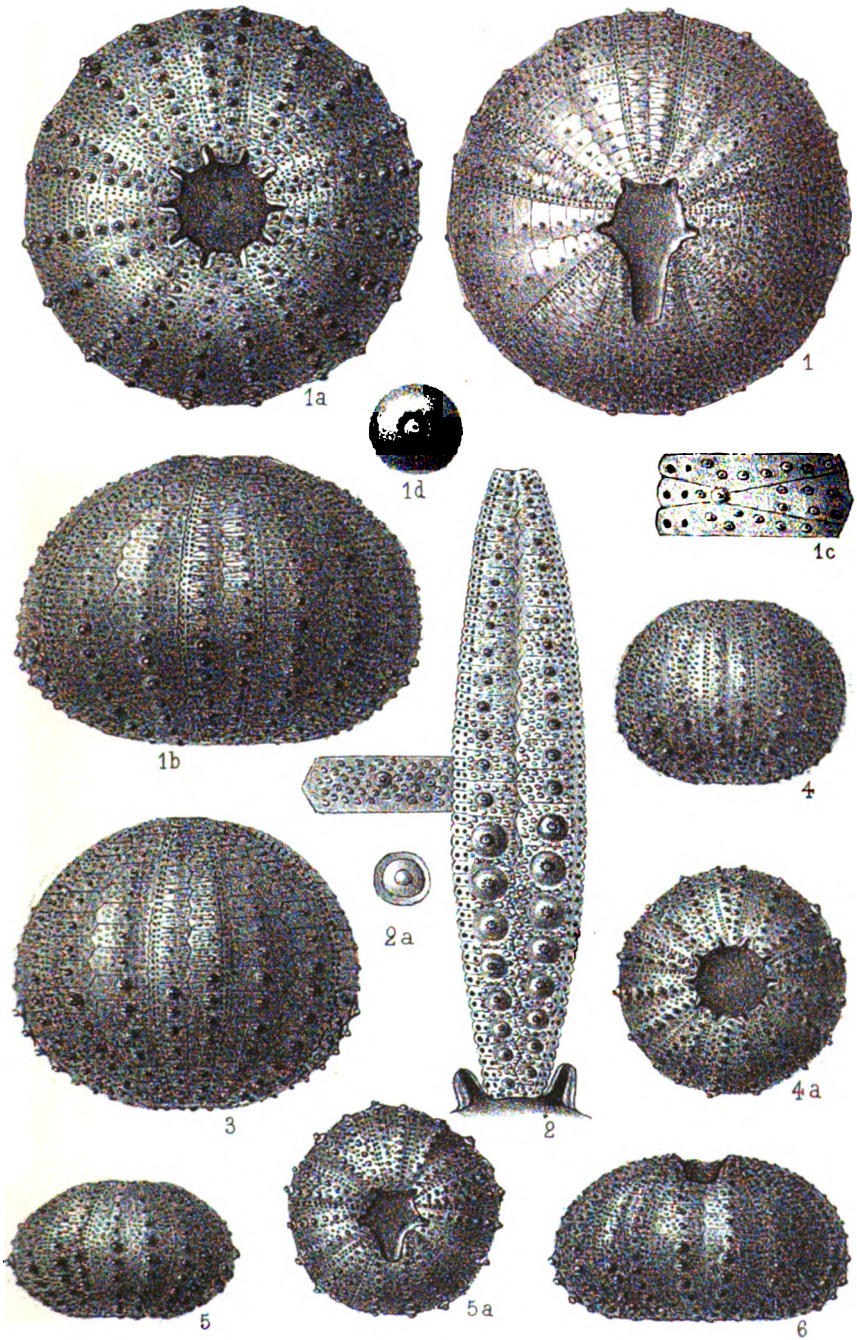
Fig. 3. Autre exemplaire très élevé de la même espèce, de grandeur naturelle.

Fig. 4, 4 a. Autre individu subglobuleux, grandeur naturelle.

Fig. 5, 5 a. Autre individu rotiforme; grandeur naturelle.

Fig. 6. Exemplaire présentant le minimum de hauteur. Forme très rare. Grandeur naturelle.

Digitized by Google



A. Lunel, lith. *Imp Jules Rey. Genève.*

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXIV

Fig. 1, 1 a. Enallaster Delgadoi, P. de Loriol, maximum de taille; grandeur naturelle; *fig. 1 b*, fragment de l'une des zones porifères de l'ambulacre impair, grossi; *fig. 1 c*, fragment de l'un des ambulacres antérieurs pairs, grossi.

Fig. 2, 2 a, 2 b. Autre individu de la même espèce, de grandeur naturelle; *fig. 2 c*, fragment de l'ambulacre impair, grossi.

Fig. 3. Autre individu vu en dessous, grandeur naturelle.

Fig. 4, 4 a, 4 b, 4 c. Jeune individu de la même espèce, de grandeur naturelle; *fig. 4 d*, fragment de l'ambulacre impair, grossi.

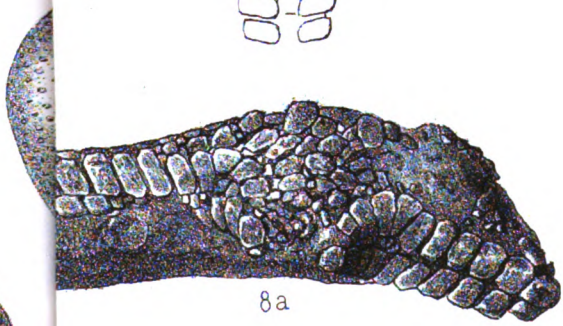
Fig. 5, 5 a, 5 b. Enallaster Tissoti, Coquand, de grandeur naturelle, type de Bou-Thaleb, communiqué par M. Péron (les zones porifères postérieures des ambulacres pairs devaient paraître plus excavées); *fig. 5 c*, fragment de l'ambulacre antérieur grossi.

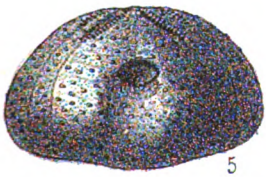
Fig. 6, 6 a, 6 b, 6 c. Cassidulus lusitanicus, P. de Loriol, grandeur naturelle; *fig. 6 d*, le même vu sur la face supérieure, grossi; *fig. 6 e*, péristome du même, grossi; *fig. 6 f*, ambulacre antérieur pair grossi.

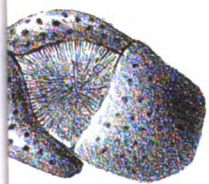
Fig. 7, 7 a. Dictyopleurus Haimei, Duncan et Sladen, de grandeur naturelle; *fig. 7 b*, fragment du même, grossi.

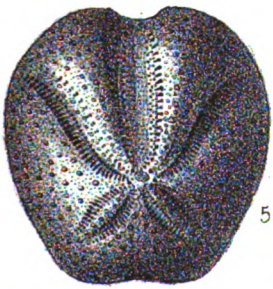
Fig. 8. Aspidaster Delgadoi, P. de Loriol, de grandeur naturelle, vu en dessus, avec la continuation au trait des bras dont on voit la base dans l'original; le bras, à gauche est complet, il devrait avoir plus de convexité, ses plaques marginales, du côté qui regarde le bas de la planche, sont complètement usées et aplaties; les autres ont conservé leur convexité naturelle et ne sont pas assez ponctuées; *fig. 8 a*, le même échantillon vu de côté, présentant deux bras et la base d'un troisième; grandeur naturelle; *fig. 8 b*, un bras vu sur la face ventrale; les plaques marginales de l'un des côtés sont complètement usées et amincies; grandeur naturelle; *fig. 8 c*, plaque madréporiforme grossie; *fig. 8 d*, profil d'un bras, les plaques adambulacraires n'existent plus, grandeur naturelle.

Digitized by Google









6a

A. Lunel, lith.

Imp. Jules Rey. Genève.

Digitized by Google

Digitized by Google

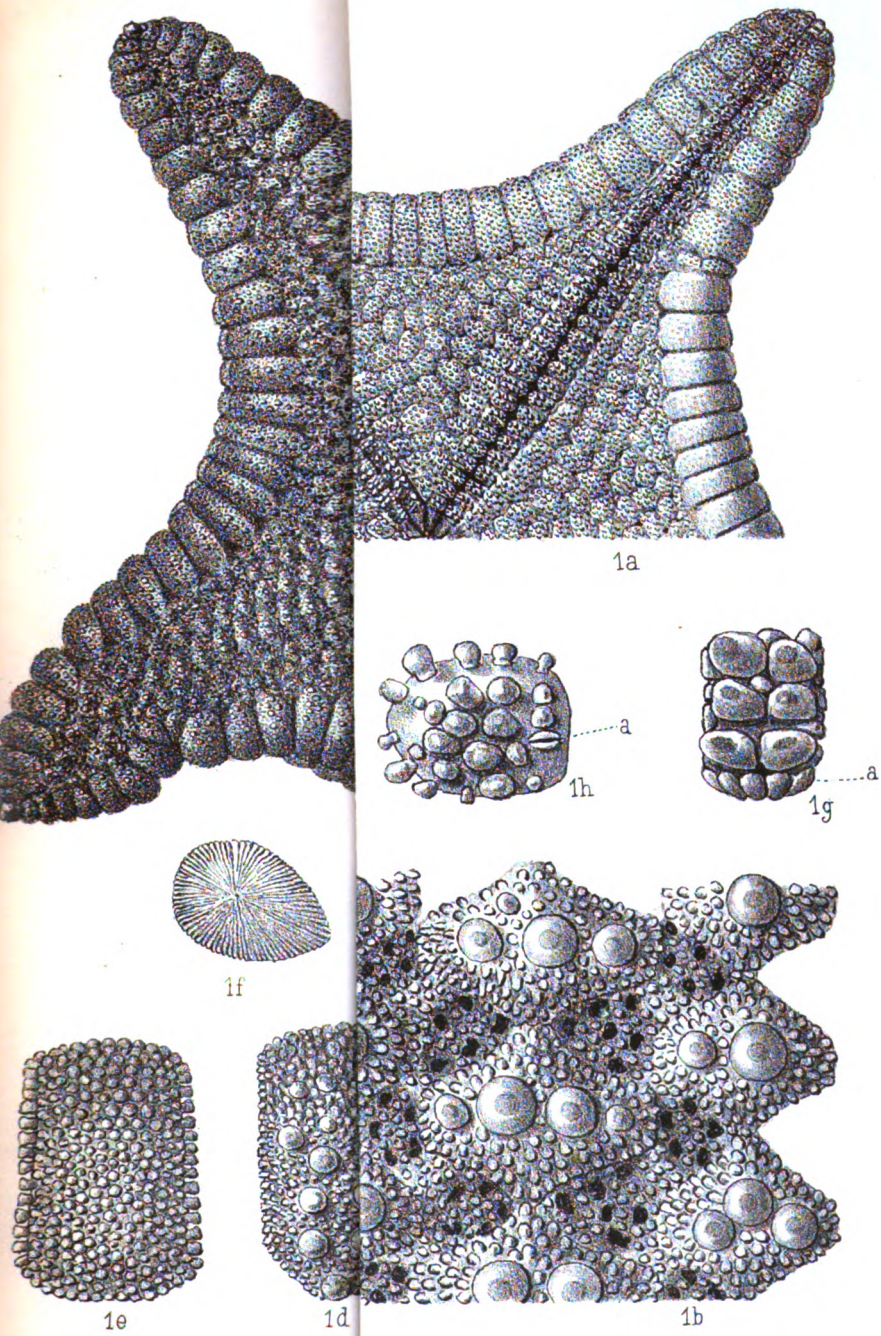
35

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXV

Fig. 1. Goniodiscus articulatus, LINNÉ, de grandeur naturelle, vu en dessus; *fig. 1 a*, le même vu en dessous: *fig. 1 b*, fragment de la face dorsale grossi; *fig. 1 c*, fragment du squelette de la face dorsale, grossi. *a* indique l'alvéole d'un petit pédicellaire; dans les aires porifères, des lambeaux de la peau laissent apercevoir des pores, on voit aussi des alvéoles de petits pédicellaires supportés par des osselets spéciaux. Sur les plaques, on voit de petits globules qui ont une apparence vitreuse et ne correspondent pas aux granules; *fig. 1 d*, plaque marginale dorsale grossie; *fig. 1 e*, plaque marginale ventrale, grossie; *fig. 1 f*, plaque madréporiforme, grossie; *fig. 1 g*, plaque adambulacraire, vue en dessus, et grossie; *a* indique la rangée de piquants internes; *fig. 1 h*, plaque ventrale grossie; *a* indique un petit pédicellaire valvulaire; *1 i*, plaque adambulacraire vue sur la face du sillon, *a*, pédicellaire en pince planté droit, *b* petites impressions à la base des piquants de la rangée interne; *fig. 1 j*, pédicellaire en pince du sillon ambulacraire, grossi (*a* de *fig. 1 i*).

Digitized by Google



A. Lunel, lith.

Imp. Jules Rey_Genève.

Digitized by Google

Digitized by Google

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXVI

(Tous les dessins ont été faits à la chambre claire, à l'exception de ceux aux grossissements de × 1000. Les grossissements de 500 à 1000 ont été obtenus avec l'immersion à l'huile $^1/_{16}$ de pouce de Powell et Lealand ; ceux de 350 à 450 avec l'excellente immersion à l'eau 'H' de Zeiss). Tous les dessins se rapportent *Fritillaria furcata*, à l'exception de fig. 14, qui se rapporte à *Oikopleura cophocerca*. Tous les grossissements indiqués ont été contrôlés au micromètre.

Fig. 1. Ovotestis rudimentaire. Osmium. Carmin-borax. × 450.

Fig. 2. Ovotestis en train de se diviser. Osmium. Solution de Müller. Carmin-borax avec picro-carmin. × 520. Partie ovarienne en haut, testiculaire en bas.

Fig. 3. Ovotestis complètement divisé en ovaire et testicule. Osmium. Carmin-borax. × 500. L'épithélium ovarien est formé. L'ovaire en haut, le testicule, plus grand, en bas.

Fig. 4. Ovaire. Stade un peu plus jeune que le précédent, même traitement. × 500. L'épithélium ovarien en voie de formation.

Fig. 5. Ovaire (coupe). L'épithélium est définitivement constitué; en dessus, une couche de petits noyaux qui formeront les œufs. Ac. picro-sulfurique, carmin-borax. × 375.

Fig. 6. Ovaire. Segment d'une coupe. Les ovules ont grossi. Osmium. Solution de Müller. Carmin-borax avec picro-carmin. × 450.

Digitized by Google

Fig. 7. Ovaire. Segment d'une coupe. Les ovules ayant grossi ont refoulé l'épithélium en aplatissant ses cellules. Même traitement. × 450.

Fig. 8. Ovaire. Segment d'une coupe. Les ovules grossis, recouverts d'une calotte formée par les cellules aplaties de l'épithélium. Ac. picro-sulfurique. Carmin-borax. × 350.

Fig. 9. Ovaire. Coupe entière pour donner une idée générale de ce stade. Même préparation que fig. 8. × 150.

Fig. 10. Ovaire presque mûr. Coupe. On voit les calottes et l'épithélium persistants. Les cellules-mères désintégrées. Quelques bourgeons restés dans le syncytium se transforment en œufs sans monter à la surface. Carmin-borax. × 150.

Fig. 11. Œuf mûr. Disposition radiaire des filaments du protoplasme. Osmium. Alcool. Essence de girofles. × 500.

Fig. 12. Portion de noyau d'une cellule-mère de l'ovaire; un bourgeon en train d'en sortir. (Coupe). Carmin-borax. × 500.

Fig. 13. Noyau de la cellule-mère du même ovaire. (Coupe). Deux bourgeons sont en train de s'en détacher. × 500.

Fig. 14. Cellules-mères bourgeonnantes de l'ovaire d'*Oikopleura cophocerca*. (Coupes). Carmin-borax. × 500.

Fig. 15. Bourgeons ovulaires se développant. Même préparation que fig. 8 et 9. × 500.

Fig. 16. Testicule (t) et ovaire (00). (Coupe). Stade très jeune. Formation des noyaux des spermatoblastes. Sublimé; picro-carmin. × 250.

Fig. 17. Testicule plus avancé, les noyaux des spermatoblastes commencent à se constituer en épithélium. Ac. picro-sulfurique. Carmin-borax. × 150.

Fig. 18. Testicule à la presque maturité. Coupe. Même traitement. × 150. Au-dessus, portion d'une coupe tangentielle.

Fig. 19. Détail d'un noyau de cellule-mère du testicule. Coupe. Sublimé. Picro-carmin. × 1000.

Fig. 20. Détail des jeunes noyaux qui formeront des spermatoblastes. Ac. picro-sulfurique. Carmin-borax. × 1000.

Fig. 21. Jeunes spermatoblastes. Solution de Merkel. Hæmatoxyline. × 1000.

Fig. 22. Transformation (condensation) des noyaux des spermatoblastes. Osmium. Solution de Müller. Carmin-borax avec picro-carmin. × 1000.

Fig. 23. Portion de la coupe de fig. 18. × 1000.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

ERKLÆRUNG DER ABBILDUNGEN DER TAFEL XXXVII

1ste Hälfte.

Fig. 1. Querschnitt eines Stückes Wadenmuskel von Rana temporaria. Behandlung wie oben angegeben. Schwache Essigsäure, Wasser. Die grösseren weissen Felder *w* unterscheiden sich deutlich von den kleineren, trüben, schwach gelblichen *r*. Die Zahl der Kerne in beiden Muskelarten bedeutend. Vergrösserung 92.

Fig. 2. Querschnitt eines Meerschweinchenmuskels. Getrockneter Muskel in Wasser ein wenig aufgequollen und in Gummischleim untersucht. Die weissen und röthlich-gelben Felder zeigen keine nennenswerthen Grössenunterschiede. Muskeln von Maus und Ratte in gleicher Weise oder mit schwachem Holzessig behandelt ergeben ungefähr dasselbe Bild. Vergr. 116.

Fig. 3. Querschnitt eines Meerschweinchenmuskels mit schwachem Holzessig behandelt. Leimglycerin. Die stark punktirten ein wenig gelblich aussehenden Felder entsprechen den rothen Fasern, die hier etwas kleiner sind als die weissen. Auch das Umgekehrte ist namentlich beim Hund häufig. Kerne am Sarkolemma. Vergr. 420.

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE XXXVII

2me moitié.

Fig. 1. Organe chordotonal du 1er anneau d'une larve d'*Eristalis*, *dessiné d'après le vivant*. × 700. *nc*, nerf chordotonal. *nh*, rameau se rendant à l'hypoderme. *oc*, organe chordotonal. *bt*, bande terminale (Endfaser). *Li*, ligament chordotonal. *h*, son insertion. *m*, capsule de la cellule ganglionnaire. *v*, vacuole dans le protoplasme de la cellule. *n*, noyau.

Fig. 2. Même organe, *dessiné d'après une préparation au chlorure d'or*. Copié d'après Viallanes.

Fig. 3. Même organe d'une larve de *Musca* (« ganglion à côtes de melon » de Viallanes). Même traitement. Copié d'après Viallanes.

Digitized by Google

Fig. 3.

E. Ziegler del. Fig. 1_3.
Boller_Lee del. Fig. 1'_3'

Digitized by Google

TABLE DES MATIÈRES

Maurice Bedot. Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons, avec la planche IX 161

Henri Blanc. Contribution à l'histoire naturelle des Asellotes hétéropodes (observations faites sur la Tanais Oerstedii, Krœyer), avec les planches X, XI et XII..... 189

J. Kollmann. Intracellulare Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren, mit Tafel XIII 259

St. Warynski. Recherches expérimentales sur le mode de formation des omphalocéphales, avec les planches XIV et XV..... 291

C. Keller. Observations sur les limites que la nature impose à la multiplication du Kermès cocciné..... 303

Maurice Schiff. Note sur la sensibilité des cordons antérieurs de la moelle épinière chez les vertébrés inférieurs..... 313

Hermann Fol. Remarques supplémentaires à mon Mémoire sur l'origine de l'ovule chez les Tuniciers 317

Pour les conditions de souscription, voir à la 3me page de la couverture.

Digitized by Google

349.3

1884 Tome I. N° 3.

9538
Dec. 18. 1884

RECUEIL ZOOLOGIQUE SUISSE

COMPRENANT

L'EMBRYOLOGIE, L'ANATOMIE ET L'HISTOLOGIE COMPARÉES,
LA PHYSIOLOGIE, L'ÉTHOLOGIE,
LA CLASSIFICATION DES ANIMAUX VIVANTS OU FOSSILES

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DU

Dr HERMANN FOL
Directeur du Laboratoire d'embryologie,
Professeur ordinaire à l'Université de Genève.

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. A. BROT, Ed. BUGNION, Victor FATIO, Max FLESCH, F.-A. FOREL,
P. GRUETZNER, Aloïs HUMBERT, Conrad KELLER, J. KOLLMANN,
P. de LORIOL, Godefroy LUNEL, H. de SAUSSURE,
Maurice SCHIFF et Th. STUDER

TOME PREMIER
N° 3
Sorti de presse le 17 juin 1884

GENÈVE — BALE
H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR
MAISON A LYON

Digitized by Google

3

TABLE DES MATIÈRES

Maurice Schiff. Remarques sur l'innervation des cœurs lymphatiques des Batraciens anoures. 319

Hermann Fol. Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes, avec les planches XVI, XVII, XVIII, XIX et XX. 357

C. Keller. Mittheilungen über Medusen, mit Tafel XXI. 403

Armand Sabatier. Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers, avec les planches XXII et XXIII. . 423

Max Flesch. Sur un parasite de la paroi intestinale du cheval, avec la planche XXIV. 459

Maurice Bedot. Recherches sur l'organe central et le système vasculaire des Vélelles, avec les planches XXV et XXVI 491

Pour les conditions de souscription, voir à la 3me page de la couverture.

Digitized by Google

349.3
4

1884 Tome I. N° 4.

9538
Dec. 18. 1884

RECUEIL ZOOLOGIQUE SUISSE

COMPRENANT

L'EMBRYOLOGIE, L'ANATOMIE ET L'HISTOLOGIE COMPARÉES,
LA PHYSIOLOGIE, L'ÉTHOLOGIE,
LA CLASSIFICATION DES ANIMAUX VIVANTS OU FOSSILES

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DU

Dr HERMANN FOL
Directeur du Laboratoire d'embryologie,
Professeur ordinaire à l'Université de Genève.

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. A. BROT, Ed. BUGNION, Victor FATIO, Max FLESCH, F.-A. FOREL,
P. GRUETZNER, Aloïs HUMBERT, Conrad KELLER, J. KOLLMANN,
P. de LORIOL, Godefroy LUNEL, H. de SAUSSURE,
Maurice SCHIFF et Th. STUDER

TOME PREMIER

N° 4

Sorti de presse le 20 septembre 1884

GENÈVE-BALE
H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR
MAISON A LYON

Digitized by Google

TABLE DES MATIÈRES

E. Béraneck. Recherches sur le développement des nerfs crâniens chez les Lézards, avec les planches XXVII, XXVIII, XXIX et XXX 519

P. de Loriol. Notes pour servir à l'étude des Échinodermes, avec les planches XXXI, XXXII, XXXIII, XXXIV et XXXV 605

Arthur Bolles Lee. Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires, avec la planche XXXVI 645

P. Grützner. Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskeln, mit Tafel XXXVII 665

Arthur Bolles Lee. Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or (observations critiques), avec la planche XXXVII 685

Pour les conditions de souscription, voir à la 3me page de la couverture.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

3 2044 106 276 397

Date Due

APR 10 1963	

Digitized by Google

Digitized by Google